

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

389

Année 1893

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue, le Mercredi 26 Juillet 1893, à 1 heure,

PAR

CH. E. FOURNIER DE LEMPDES

Externe des Hôpitaux.

Né à Clermont-Ferrand, le 1^{er} avril 1861.

FORMATION

DES

ANNEXES EMBRYONNAIRES

ET DU PLACENTA

Président : M. FARABEUF, professeur.

*Juges : { MM. TILLAUX, professeur,
MARCHAND, LEJARS, agrégés.*

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

A. DAVY, Successeur de A. Parent

52, RUE MADAME, 52

1893

Année 1893

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue, le Mercredi 26 Juillet 1893, à 1 heure,

PAR

CH. E. FOURNIER DE LEMPDES

Externe des Hôpitaux.

Né à Clermont-Ferrand, le 1^{er} avril 1861.

FORMATION

DES

ANNEXES EMBRYONNAIRES

ET DU PLACENTA

Président : M. FARABEUF, professeur.

*Juges : { MM. TILLAUX, professeur,
 MARCHAND, LEJARS, agrégés.*

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

A. DAVY, Successeur de A. Parent

52, RUE MADAME, 52

1893

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen	M. BROUARDEL.
Professeurs	MM.
Anatomie.....	FARABEUF.
Physiologie.....	CH. RICHEL.
Physique médicale.....	GARIEL.
Chimie organique et chimie minérale.....	GAUTIER.
Histoire naturelle médicale.....	BAILLON.
Pathologie et thérapeutique générales.....	BOUCHARD.
Pathologie médicale.....	DIEULAFOY.
	DEBOVE
Pathologie chirurgicale.....	LANNELONGUE.
Anatomie pathologique.....	CORNIL.
Histologie.....	MATHIAS DUVAL.
Opérations et appareils.....	TERRIER.
Pharmacologie.....	POUCHET.
Thérapeutique et matière médicale.....	N.
Hygiène.....	PROUST.
Médecine légale.....	BROUARDEL.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.....	LABOULBÈNE.
Pathologie comparée et expérimentale.....	STRAUS.
	G. SÉE
Cliniques médicales.....	POIN.
	JACCOUD.
	HAYEM.
	GRANCHER.
Maladies des enfants.....	
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.....	JOFFROY.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.....	FOURNIER.
Clinique des maladies du système nerveux.....	CHARCOT.
	LE FORT.
Cliniques chirurgicales.....	DUPLAY.
	LE DENTU.
	TILLAUX.
Clinique des maladies des voies urinaires.....	GUYON
Clinique ophthalmologique.....	PANAS.
Cliniques d'accouchements.....	TARNIER.
	PINARD.

Professeurs honoraires.

MM. SAPPEY, PAJOT, REGNAULD, VERNEUIL.

Agrégés en exercice.

MM.	MM.	MM.	MM.
ALBARRAN	DEJERINE	MARFAN	REITTERER
ANDRÉ	DELBET	MARIE	PICARD
BALLET	FAUCONNIER	MAYGRIER	ROGER
BAR	GAUCHER	MÉNÉTRIÉR	SCHWARTZ
BRISAUD	GILBERT	NÉLATON	SEBILEAU
BRUN	GLEYS	NETTER	TUFFIER
CHANTEMESSE	HEIM	POIRIER, chef des	VARNIER
CHARRIN	JALAGUIER	travaux anatomi-	VILLEJEAN
CHAUFFARD	LEJARS	ques.	WEISS
	LETULLE	QUENU	

Secrétaire de la Faculté : M. C. PUPIN.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE ET DE MON GRAND-PÈRE

les D^{rs} F. et V. FOURNIER DE LEMPEDES

AVANT-PROPOS

C'est l'embryogénie des vertébrés qui a éclairé l'embryogénie humaine. Jusqu'en ces dernières années, sans tenir compte de l'évolution différente du blastoderme dans les diverses classes des vertébrés, on avait procédé à l'étude de chaque annexe en la passant en revue chez nombreux types de vertébrés, et on concluait à une formation idéale de cette annexe que l'on appliquait d'une manière trop générale. De là une certaine confusion dans les théories embryologiques.

Mais en France, un certain nombre d'auteurs parmi lesquels nous citerons en premier lieu Mathias Duval, ont repris l'étude embryologique des vertébrés en suivant un ordre plus conforme à la doctrine de l'évolution.

Au lieu de confondre dans une même description tous les vertébrés, nous croyons plus logique, après avoir nettement mis en évidence la chaîne embryologique qui rattache les vertébrés les uns aux autres lorsqu'on les considère sous le rapport de leurs annexes, d'expliquer par quelles transformations le blastoderme arrive à créer les annexes en leur donnant dans chaque classe des caractères particuliers. Cet ordre nous permettra, en outre, de nous arrêter plus longuement à la classe animale où une annexe atteint son maximum de développement. Il est commandé par la chaîne embryologique suivante :

La vésicule ombilicale apparaît d'abord chez les poissons;

L'amnios l'accompagne chez les reptiles;

L'allantoïde, troisième annexe, vient se joindre aux deux premiers chez les oiseaux, où il aboutit à un organe placentaire précurseur du placenta des mammifères.

Ce placenta, nous le voyons complet chez les rongeurs où nous pouvons le suivre avec facilité dans son entier développement. Arrivé au dernier anneau de cette chaîne ascendante, nous remarquons aussitôt une chaîne descendante : dans la classe animale, où le placenta est complètement développé, l'allantoïde offre un déploiement moindre et la vésicule ombilicale disparaît promptement.

Après cette étude nous serons préparés à définir l'origine et l'évolution des annexes embryonnaires chez l'homme.

Ce sont les ouvrages de Duval et la méthode employée par cet éminent embryologiste qui nous ont surtout permis de mener à bonne fin notre travail.

Nous présentons donc un résumé aussi clair et aussi précis que possible des connaissances éparses et des recherches les plus récentes sur l'embryogénie des annexes. Nous serons heureux si notre thèse est un miroir fidèle des magistrales leçons des maîtres.

En terminant nos études médicales, nous tenons à exprimer notre reconnaissance envers tous ceux qui nous ont prodigué leur science et leurs conseils.

Nous gardons le meilleur souvenir de nos premiers maîtres de l'École de médecine de Clermont-Ferrand, dont l'appui nous a été si utile.

A Paris, M. le D^r Sébilleau, non seulement nous a

accordé la plus large hospitalité dans les amphithéâtres de Clamart, mais il n'a jamais cessé d'être pour nous un guide bienveillant : c'est avec joie que nous lui témoignons ici notre plus profonde reconnaissance.

Nous avons eu l'honneur d'être attaché au service de M. le professeur Guyon. Nous le prions d'accepter, pour l'intérêt qu'il nous a toujours montré, notre vive gratitude. Nous sommes heureux de l'exprimer également à M. le D^r Chantemesse qui nous a fait le meilleur accueil dans son service, et à M. le professeur Pinard dont nous n'oublierons pas les magistrales leçons.

Que nos jeunes maîtres, MM. Albarran, Widal, Varnier, qui ont été nos guides dévoués, veuillent bien également recevoir nos plus vifs remerciements, ainsi que M. le D^r Valish à qui nous devons l'idée de notre thèse.

Nous ne saurions ici oublier M. le D^r J. Noir, notre ami qui nous a prêté son concours éclairé pour les recherches histologiques en vue de notre thèse.

Notre ami, Elie Leroy, de l'école des Beaux-Arts, a également mis à notre disposition pour cette œuvre modeste, son crayon habile à interpréter les détails difficiles de l'anatomie. Nous sommes heureux, en le remerciant très sincèrement, de lui donner ici ce témoignage de cordialité.

M. le professeur Farabeuf a mis le comble à nos vœux en acceptant la présidence de notre thèse. Nous le prions de recevoir l'hommage de notre respectueuse gratitude.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554035_0020

CHAPITRE PREMIER

OVOLOGIE

§ 1. — L'OVULE — SES ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS. — PHÉNOMÈNES DE MATURATION. — FÉCONDATION DE L'OVULE.

Nous n'avons que cette modeste ambition : présenter une étude aussi substantielle que concise sur l'embryogénie et l'anatomie du placenta, tracer un tableau très clair des rapports du placenta avec le fœtus et avec l'organisme maternel.

Cette question, inutile de le dire, a suscité déjà nombre de travaux consciencieux, et elle n'est pas encore complètement mise en lumière, tant elle concentre de sujets divers et complexes.

L'ovule. — Serait-il possible de comprendre la production du placenta sans connaître l'allantoïde, et l'allantoïde sans avoir étudié l'évolution de la vésicule ombilicale? Il s'agit ici d'une série de phénomènes qui s'enchaînent les uns aux autres et dont la compréhension exige que l'on remonte au point de départ, au premier chaînon, c'est-à-dire à l'ovule, ou mieux à la cellule.

Car, qu'est-ce que l'ovule, sinon une cellule de taille considérable?

Cette cellule, en effet, atteint deux dixièmes de millimètre dans l'espèce humaine, et dans l'œuf des oiseaux, où elle est constituée par le jaune d'œuf, elle présente des proportions en quelque sorte colossales.

Éléments constitutifs de l'ovule. — L'ovule apparaît sous la forme d'un corps sphérique, pourvu le plus souvent :

D'une membrane d'enveloppe : *membrane vitelline* ;

D'une substance protoplasmique : le *vitellus* ;

D'un noyau : la *vésicule germinative* ;

D'un nucléole : la *tâche germinative*.

Presque toujours l'ovule est entouré d'une membrane d'enveloppe. Cependant, cette membrane manque parfois. Quoiqu'il en soit, l'ovule est en outre protégé par une couche cuticulaire épaisse, sécrétée probablement par les nombreuses cellules folliculeuses qui l'entouraient dans la vésicule de de Graaf. Cette couche, désignée sous le nom de *zone pellucide*, offre, à la coupe, un aspect radié, dû à la présence d'innombrables canalicules dont le rôle est, sans doute, de servir de voies de communication entre l'ovule et les cellules folliculeuses. C'est précisément cette zone pellucide qui, plus tard, formera le *premier chorion*. Il peut arriver qu'elle soit dépourvue de canalicules. Dans ce cas, elle porte généralement un ou plusieurs petits pertuis (micropyles) destinés à laisser pénétrer les matériaux nutritifs et le spermatozoïde.

Deux substances distinctes composent le protoplasma : la première à laquelle seule appartient le rôle actif dans la vie de l'œuf, est le *vitellus formatif*, ou protoplasma proprement dit ; la seconde est le *vitellus nutritif*, ou deutoplasma.

Le protoplasma proprement dit s'étend dans l'intérieur de l'ovule en un réseau aréolaire dont les vacuoles sont remplies de deutoplasma. Cette dernière substance se répartit également dans le réseau aréolaire, ou elle se répartit inégalement en s'accumulant sur une région

qui deviendra la région polaire végétative, où elle se trouve en telle abondance qu'elle distend démesurément les parois de l'ovule, ce qui permet de la comparer à un sac appendu au protoplasma formatif, condensé alors à la partie supérieure de l'ovule sous une forme discoïde. On verra dans la suite qu'à chacun de ces modes de distribution du deutoplasma correspond un mode de segmentation ovulaire.

Le moyen de l'ovule, ou *vésicule germinative*, comprend à son tour plusieurs éléments. C'est d'abord une membrane d'enveloppe contenant un liquide, suc nucléaire, au milieu duquel flotte un long filament très ténu, très fin, qui prend, sous les réactifs, une coloration intense : d'où son nom de *filament chromatique*.

Ce filament décrit de nombreux replis, ou méandres, qui, en s'agglomérant en un point de l'ovule, constituent le nucléole, c'est-à-dire la *tache germinative*.

Tel est l'ovule au moment où, par déhiscence, il s'échappe de la vésicule de de Graaf. Dès cet instant il peut être fécondé. Mais avant de l'être, il subit diverses modifications, dont l'ensemble compose les phénomènes de maturation.

Maturation de l'ovule. — Si l'on observe l'ovule au microscope, on voit bientôt son noyau changer de forme. Le filament chromatique, qui décrivait au milieu du suc nucléaire des replis inextricables, se raccourcit, s'épaissit, se dispose en une sorte de *rosette*. En même temps, la membrane d'enveloppe disparaît et dans la substance nucléaire se dessinent des filaments peu colorables, ou *filaments achromatiques*, qui donnent au noyau la forme d'un fuseau. Tout aussitôt deux petites étoiles, ou *aster*, se montrent aux extrémités du

grand axe de ce fuseau, ou *amphiaster*. Puis les anses en V de la rosette se séparent en deux groupes qui, s'éloignant du centre, s'approchent chacun d'un aster et lui constituent enfin une couronne rayonnante, une auréole radiée. Commence alors le phénomène d'émission des globules polaires. Le fuseau nucléaire s'étant, en effet, porté sur un point de la périphérie de l'ovule, un des asters soulève le vitellus et sa membrane d'enveloppe pour venir faire saillie à l'extérieur. Cette saillie devient de plus en plus proéminente, s'arrondit en sphère, se pédiculise, puis se détache.

En examinant ce qui reste dans le vitellus, on ne retrouve qu'une moitié de l'amphiaster. Cette moitié de l'amphiaster se reforme sous l'aspect d'un autre noyau ovulaire qui évolue de la même manière que le précédent jusqu'à émission d'un second globule polaire.

La série des phénomènes de maturation se clôt généralement après cette seconde émission, et ce qui reste de la vésicule germinative s'enfonce dans l'intérieur du vitellus.

Pourquoi ce travail aboutissant à l'élimination de ces globules polaires? Il est permis de faire ces deux hypothèses : 1° toute cellule est hermaphrodite, puisqu'elle donne naissance à une autre cellule sans avoir été fécondée; 2° l'ovule est une cellule qui devient, par la maturation, unisexuelle, afin d'être tout à fait apte à recevoir l'élément mâle.

Fécondation de l'ovule. — Voilà l'ovule complètement préparé pour la fécondation. Cette fécondation peut avoir lieu quand l'ovule sort de la vésicule de de Graaf.

Elle peut, toutefois, ne s'accomplir que dans l'oviducte. Les spermatozoïdes arrivent jusqu'à l'ovule, le circons-

crivent, l'entourent. Un seul doit pénétrer dans le vitellus. La couche superficielle du protoplasme vitellin se soulève alors en forme de cône plus ou moins effilé qui se tend à la rencontre de ce spermatozoïde. Le contact une fois établi, le cône revient sur lui-même et s'efface tandis que la tête du spermatozoïde, se plonge dans le vitellus. La membrane vitelline, jusque-là molle et peu visible, se condense et devient plus apparente. Entrée au sein du vitellus, la tête du spermatozoïde se présente pareille à un noyau brillant, l'*aster mâle* est désormais constitué. Bientôt il rencontre l'*aster femelle* et se confond avec lui pour former le *noyau vitellin*. L'ovule, maintenant, est préparé pour l'accomplissement des phénomènes embryogéniques.

Chez les mammifères, cet ovule, avant de se rendre dans l'utérus, va passer par la trompe de Fallope. Sa zone pellucide se hérisse de *villosités* qui vont constituer le premier chorion ou *chorion primitif* et faciliter l'adhérence de l'ovule à la muqueuse utérine. Cette muqueuse, de son côté, s'excite et se garnit de bourgeonnements quand l'ovule, après être sorti de la trompe de Fallope, prend contact avec elle.

L'ovule bientôt s'accroche à l'utérus; les bourgeonnements l'entourent et se soudent les uns aux autres, l'enfermant dans une sorte de sac hermétiquement clos. Toute la muqueuse utérine prend alors le nom de *caduque* : le point où l'ovule est attaché à l'utérus porte le nom de *caduque sérotine*, la partie qui l'enveloppe s'appelle *caduque fœtale* et la partie qui tapisse l'utérus est la *caduque utérine*.

Contemporainement, à ces divers phénomènes observés autour de l'ovule, d'autres phénomènes se sont produits dans l'intérieur de cet ovule, ce sont les phénomènes de segmentation.

§ 2. SEGMENTATION DE L'OVULE. — CELLULE-MÈRE, CELLULES-FILLES.

— LOIS DE LA SEGMENTATION. — TROIS MODES DE SEGMENTATION : 1° SEGMENTATION ÉGALE ET TOTALE; 2° SEGMENTATION INÉGALE ET TOTALE; 3° SEGMENTATION INÉGALE ET PARTIELLE.

Segmentation de l'ovule. — Voilà l'ovule fécondé. Aussitôt a lieu la *segmentation*.

De même qu'une série de phénomènes kariokynésiques ont préparé l'ovule pour la fécondation, de même une nouvelle série de phénomènes kariokynésiques vont présider à sa segmentation.

C'est d'abord le noyau vitellin, issu de la conjugaison de l'aster mâle avec l'aster femelle, qui s'allonge en forme de fuseau après disparition de sa membrane d'enveloppe.

C'est ensuite le filament chromatique qui se dispose en rosette. En même temps apparaissent les filaments achromatiques ainsi que, aux extrémités du grand axe du fuseau, les deux petites étoiles ou aster. Puis la rosette se divise également en deux groupes de V qui vont former une couronne radiée autour des aster.

La *prophase* vient de s'accomplir. Une période d'état, dite *métaphase*, succède et peu après commence l'*anaphase*. Les filaments achromatiques se rompent, le fuseau de substance nucléaire se coupe en deux moitiés qui se rétractent chacune autour d'un aster.

Et ainsi deux noyaux sont engendrés par le noyau vitellin. Jouant le rôle de sphères attractives, ils attirent le vitellin, au milieu duquel apparaît bientôt un sillon. En se creusant, ce sillon détermine la division de la masse vitalline en deux hémisphères.

Cellule-mère, cellules-filles. — Dès lors, la cellule-mère, c'est-à-dire l'ovule, a donné naissance à deux cellules-filles ayant chacune leur noyau et leur protoplasma.

A leur tour les cellules-filles vont passer par les mêmes phases que la cellule-mère. Nous aurons quatre autres cellules-filles plus petites qui évolueront pareillement jusqu'à ce que l'ovule, constitué d'abord par une seule cellule, puis par 2, 4, 8, 16, 32, ne contienne plus que des cellules d'un diamètre égal à celui des cellules ordinaires.

Mais ces cellules qui se succèdent les unes aux autres comment se placent-elles au sein de l'ovule dans l'intérieur du chorion primitif?

L'observation permet d'affirmer qu'au fur et à mesure qu'elles prennent naissance par la segmentation, elles se placent suivant un certain ordre. Pour le mieux observer, examinons la segmentation dans un ovule élémentaire, l'ovule de l'amphioxus, par exemple. Par le point d'émission des globules polaires on voit passer un *sillon méridienal* qui partagera l'ovule en deux parties hémisphériques. Un second sillon méridienal coupant à angle droit le premier divise ensuite cet ovule en quatre parties. Un troisième sillon, cette fois perpendiculaire aux deux premiers, partage chaque quartier en deux demi-quartiers.

En d'autres termes, l'ovule étant comparée à une sphère et celle-ci ayant un de ses pôles au point d'émission des globules polaires, sera partagée en quatre quartiers par deux méridiens se coupant à angle droit, et en huit demi-quartiers par un *sillon équatorial*.

Ce processus segmentaire est régi par des lois dont Hertwig a énoncé les principales :

Lois de la segmentation. — 1° Dans toute cellule en travail de segmentation, le grand axe de l'amphiaster est parallèle au grand axe de la cellule ;

2° Quand un noyau a donné naissance à deux noyaux secondaires, les centres de ces noyaux, ainsi que le centre du noyau générateur, sont sur le même plan ;

3° Le plan de segmentation est toujours perpendiculaire au grand axe de l'amphiaster.

Rappelons, d'autre part, que le deutoplasma, ou vitellus nutritif, peut se répartir de trois manières dans le protoplasma proprement dit, ou vitellus formatif : 1° il se répartit également ; 2° il s'accumule dans la région inférieure de l'œuf, vers le pôle végétatif ; 3° il est en telle abondance qu'il occupe une vaste région donnant à l'ovule des proportions géantes.

Dans le premier cas, le noyau vitellin est au centre de la sphère ovulaire ; dans le second cas, il est au-dessus du centre ; dans le troisième cas il est reporté vers la périphérie. Dans tous les cas, le noyau reste en quelque sorte au centre théorique du vitellus formatif.

Trois modes de segmentation. — Par suite, nous pouvons nous trouver en présence de trois modes de segmentation : 1° segmentation égale et totale ; 2° segmentation inégale et totale ; 3° segmentation partielle.

Segmentation égale et totale. — Voici un ovule élémentaire, celui de l'amphioxus dont il a été déjà parlé. Il est parfaitement sphérique et il ne contient que peu de vitellus nutritif, lequel, par conséquent, est également distribué. Le noyau vitellin est au centre de la masse vitelline. La segmentation commence et, dans sa période de prophase, le noyau s'allonge en amphiaster.

Tous les diamètres de la sphère ovulaire étant égaux, on pourrait croire que l'amphiaster prend, au centre du vitellus, une direction quelconque. Il n'en est rien. Le grand axe de cet amphiaster est toujours perpendiculaire à la ligne des pôles, et, suivant les lois déjà énoncées, le plan de segmentation sera perpendiculaire à cet axe. Il coupera donc le pôle animal et déterminera à la périphérie de la sphère vitalline un sillon méridien-
nal qui, se creusant de plus en plus, partagera la masse vitelline en deux hémisphères ou cellules-filles. Leurs noyaux, de par la seconde loi d'Hertwig, occuperont dans l'ovule une position telle, que leurs centres se trouveront sur un même plan horizontal avec le centre du noyau primitif.

De par la première loi d'Hertwig, le grand axe de ces noyaux allongés en amphiaster doit être parallèle à celui de la cellule hémisphérique à laquelle ces noyaux appartiennent. En d'autres termes ces axes doivent être parallèles à l'un quelconque des diamètres de leur cercle basal. Un seul de ces diamètres se trouve dans le plan horizontal où sont situés les centres des deux noyaux et c'est avec ce diamètre que les axes se mettront en parallélisme.

Le plan de segmentation devant être perpendiculaire à ces axes, un second sillon méridien-
nal se tracera, qui coupera le premier sillon en angle droit et divisera la sphère ovulaire en quatre quartiers ou cellules-filles. Celles-ci présenteront donc une forme à peu près ovoïde et leurs grands axes seront verticaux. Les grands axes des amphiasters, suivant la première loi d'Hertwig, seront également verticaux. Par suite, le plan de segmentation, qui doit être perpendiculaire à ces grands axes, sera horizontal. Il passera ainsi par l'équateur de

la sphère ovulaire, partageant les quatre cellules-filles en huit autres cellules-filles égales.

Tel est le processus de segmentation dans un ovule idéal, c'est-à-dire dans un ovule où le vitellus nutritif, peu abondant, est également réparti.

Segmentation inégale et totale. — Mais il peut aussi s'agir d'un ovule où le vitellus nutritif, plus abondant, s'accumule sur une région. Dans ce cas, la segmentation sera inégale, tout en étant totale. Autrement dit, nous obtiendrons des cellules distinctes, mais d'une grandeur différente.

Nous savons que, dans ce cas, le vitellus formatif est au-dessus du centre de la sphère ovulaire et que le noyau vitellin reste, pour ainsi parler, au centre théorique du vitellus formatif. Quand le premier sillon de segmentation se tracera, il produira deux cellules hémisphériques, ainsi que précédemment, mais les noyaux de ces cellules seront dans le même plan horizontal que le noyau vitellin, c'est-à-dire au-dessus du centre de l'ovule. Le second sillon de segmentation, déterminera, comme dans le premier mode de segmentation quatre cellules égales, mais leurs noyaux seront aussi situés au-dessus du centre de l'ovule. Les axes de ces noyaux allongés en amphiasters seront verticaux, ainsi que précédemment. Le plan de segmentation devant leur être perpendiculaire, passera au-dessus de l'équateur de l'ovule. Il divisera donc cet ovule en deux étages, et tandis que l'étage supérieur sera formé de cellules plus petites renfermant plus de vitellus, l'étage inférieur sera constitué par des cellules plus volumineuses et plus riches en vitellus nutritif. Dans ce dernier étage la segmentation étant plus difficile, plus lente, il pourra

advenir que l'ovule, au lieu de contenir, à un moment donné, trente-deux cellules, n'en renferme qu'un nombre moindre.

Segmentation inégale et partielle. — Nous voici maintenant en présence du troisième cas de segmentation, où l'ovule possède une quantité considérable de vitellus nutritif. Les noyaux cellulaires ne pouvant plus vaincre, par leurs propriétés attractives, la résistance de la masse nutritive, il advient que la segmentation est incomplète.

C'est le cas, par exemple, de l'ovule des oiseaux. Le noyau vitellin est tout proche de la région polaire et le vitellus formatif est surtout condensé dans cette région. La masse vitelline ne sera partagée qu'en apparence par le premier méridien de segmentation. En réalité, les deux hémisphères de l'ovule ne seront distincts, nettement tranchés, qu'à leur partie supérieure; ils resteront soudés l'un à l'autre dans leur partie inférieure. De même, le second méridien de segmentation ne se creusera profondément que dans la région polaire. Il ne faudrait pas croire cependant que le sillon équatorial de segmentation va diviser l'ovule en deux étages dont l'un, l'étage inférieur, ne serait constitué que par du vitellus nutritif. Il garde aussi des noyaux qui se segmenteront dans la suite plus ou moins incomplètement.

§ 3. — RÉSULTATS DE LA SEGMENTATION. -- MORULA. BLASTULA.
GASTRULA.

Résultats de la segmentation. — Le premier résultat de la segmentation, c'est l'accumulation, dans l'inté-

rieur de l'ovule, d'un nombre considérable de cellules-filles.

Morula. — Pressées les unes contre les autres, ces cellules donnent à l'ovule un aspect mûriforme : d'où le nom de *morula*.

Si la segmentation a été égale et totale, la morula sera composée de cellules égales et régulièrement disposées.

Si la segmentation a été inégale et totale, on remarquera des cellules de diverses grandeurs : les plus petites groupées à l'étage supérieur de l'ovule et les plus volumineuses groupées au-dessous.

Lorsque la segmentation n'a été que partielle, l'aspect mûriforme ne subsistera que vers la région polaire de l'ovule.

Blastula. — Mais voici qu'une cavité apparaît dans l'ovule : c'est la cavité de segmentation dans laquelle s'accumulera un liquide. Cette cavité est une vésicule, ou *blastula*.

En se formant, elle accentue la division de l'ovule en deux étages.

Si la segmentation a été égale et totale, comme il arrive pour l'ovule de l'amphioxus, la blastula occupera le centre de l'ovule, c'est-à-dire qu'autour d'elle les cellules constitueront en quelque sorte une paroi d'une épaisseur à peu près égale partout. Il faut noter toutefois que cette paroi est légèrement plus épaisse vers le pôle négatif et que dans cette région les cellules sont un peu plus grosses.

Dans la segmentation inégale et totale, la blastula est reportée au dessus du centre de l'ovule ; elle est moins

volumineuse, et la paroi cellulaire est très inégalement épaisse au pôle animal et au pôle végétatif. Vers le premier se superposent quatre ou cinq couches de cellules assez petites, tandis que vers le second sont massées des cellules plus grosses et plus nombreuses.

Dans la segmentation partielle, la blastula occupe une place encore plus restreinte, et elle touche presque au pôle animal. Elle n'en est séparée que par une mince voûte de petites cellules d'égale grosseur et rangées régulièrement. Au-dessous d'elle est un plancher de plusieurs assises de cellules volumineuses disposées sans ordre, qui confinent à la partie du vitellus nutritif non segmenté.

Gastrula. — Au fur et à mesure que s'accomplit le travail de segmentation, l'ovule se modifie de forme et d'aspect. La troisième phase de segmentation est en quelque sorte marquée par l'apparition de la *gastrula*, c'est-à-dire par une cavité, qui est l'*intestin primitif*.

Si la segmentation a été égale et totale, la cavité gastruléenne se forme ainsi: la moitié inférieure de l'ovule pénètre dans la moitié supérieure, s'invagine en elle, supprimant la cavité de segmentation. L'ovule offre alors l'image d'une calottesphérique constituée par deux couches cellulaires: la première est formée, à la coupe, de cellules égales et rangées régulièrement, la seconde, au contraire, est formée de cellules plus volumineuses, d'inégale grosseur, et disposées avec moins de régularité. Nous avons ainsi l'ébauche des deux premiers feuilletts blastodermiques: la couche externe est l'*ectoderme*, la couche interne est l'*entoderme primitif*.

Les bords de la cavité gastruléenne sont les lèvres de l'ouverture de l'intestin primitif, ou *blastophore*. Un bouchon vitellin obture ce blastophore.

Lorsque la segmentation est inégale, comme c'est le cas, par exemple, pour l'ovule de la grenouille, la gastrula se forme de la façon suivante : la cavité de segmentation s'efface peu à peu par invagination de l'étage inférieur. Mais la masse vitelline étant trop considérable, cette invagination est incomplète. Il en résulte alors une sorte de dépression digitale de l'ovule à la limite des cellules végétatives et des cellules formatives. Cette dépression n'en est pas moins la gastrula, dont le blastophore porte le nom d'« anus de Rusconi » et qui est aussi obturé par un bouchon vitellin. On retrouve également le feuillet ectodermique et le feuillet entodermique primitif, sous-jacents l'un à l'autre par effacement de la cavité de segmentation.

Dans la segmentation partielle, nous savons que la plus grande partie du vitellus ne s'est pas segmentée. Elle reste comme une réserve de matières nutritives qui seront absorbées plus tard par l'intermédiaire des annexes de l'embryon.

La présence de cette masse compacte gêne évidemment la formation de la cavité gastruléenne.

Les embryologistes se sont même demandé si l'ovule à segmentation partielle des vertébrés supérieurs passait par la phase gastruléenne. On observe cependant divers phénomènes rappelant tout au moins cette disposition ancestrale : la cavité de segmentation disparaît par le rapprochement des deux groupes de cellules que séparait au début le sillon horizontal et en même temps une cavité nouvelle se creuse entre les dernières cellules segmentées et la partie non segmentée, du vitellus : c'est la cavité *sous-germinale*. L'ectoderme et l'entoderme s'étant accolés l'un à l'autre par l'effacement de la cavité de segmentation, on a deux feuillets : le feuillet

ectodermique composé de cellules régulièrement disposées et le feuillet entodermique primitif constitué par des cellules irrégulièrement groupées. Ces deux feuillets, à leur périphérie, sont retournés en bourrelet. Au niveau du bord postérieur, ce *bourrelet blastodermique* s'incurve en forme de croissant. La fente qui résulte de cette incurvation met la cavité sous-germinale en communication avec l'extérieur.

Le bourrelet blastodermique, à son niveau d'incurvation, rappelle les lèvres du blastophore. De plus la fente d'incurvation du bourrelet est souvent obstruée par une saillie du vitellus comparable au bouchon vitellin qui, dans l'ovule des batraciens, ferme l'entrée blastophorique.

Bien que souvent les bords de la fente se rejoignent et se soudent pour former ce que Duval appelle la *plaque axiale*, on peut considérer cette fente comme un blastophore, ou anus de Rusconi. Par suite, il serait établi que l'ovule des mammifères passe par la phase gastruléenne comme celui des animaux inférieurs.

D'après les descriptions théoriques précédentes sur les divers modes de segmentation ovulaire, les ovules des animaux peuvent se classer en deux catégories : la première comprend tous les ovules où le travail de division cellulaire aboutit à une segmentation totale, (œufs holoblastiques), la seconde comprend au contraire tous ceux où le travail de division cellulaire n'entame qu'une faible portion de la masse ovulaire (œufs méroblastiques).

Dans les œufs méroblastiques on distingue l'*archiblaste* et le *parablaste*. His avait, le premier, créé et défini ces termes. On les a conservés, et voici quel sens on leur donne aujourd'hui après avoir modifié quelque

peu leur signification primitive. L'archiblaste désigne le vitellus formatif dans lequel la segmentation, dès le début, donnera naissance à des éléments cellulaires complets et parfaitement délimités. Le parablaste désigne le reste du vitellus dans lequel apparaissent de nombreux noyaux vitellins. Mais ces noyaux vitellins, contrairement à ce que pensait His, ne sont pas nés spontanément dans le vitellus nutritif; ils sont issus par segmentation nucléaire des noyaux qui, dans le vitellus formatif, ont formé des éléments cellulaires complets. Dans la masse vitelline, le passage du vitellus formatif au vitellus nutritif se fait par transitions insensibles, et des prolongements germinatifs de l'archiblaste pénètrent le parablaste. La segmentation ne sera donc pas exclusivement limitée à l'archiblaste, mais dans le parablaste, où la substance protoplasmique est plus rare : la segmentation sera seulement plus lente. Elle débutera par la formation des noyaux vitellins et ceux-ci n'attirant qu'avec peine la masse protoplasmique disséminée autour d'eux, n'aboutiront que tardivement à des éléments cellulaires complets et distincts.

CHAPITRE II

FORMATION DU BLASTODERME.

STADES DE SEGMENTATION. — CAVITÉ DE SEGMENTATION. — CAVITÉ SOUS-GERMINALE. — APPARITION DU MÉSODERME. — FORMATION COMPLÈTE DU BLASTODERME.

Stades de segmentation. — Les trois modes de segmentation précédemment décrits peuvent être observés chez les céphalochordes et chez les vertébrés.

L'ovule de l'amphioxus se segmente selon le mode de segmentation égale et totale. (L'amphioxus avait été classé parmi les vertébrés; il fut considéré plus tard comme le représentant d'un type de transition entre les protochordes et les vertébrés; on le classe aujourd'hui dans les céphalochordes.) Son ovule passe par les phases moruléenne, blastuléenne et gastruléenne, qui correspondent au mode le plus simple de segmentation indiqué plus haut.

Le type de segmentation inégale et totale peut être représenté par l'ovule des batraciens, celui de la grenouille par exemple. Le sillon équatorial sépare les cellules ovulaires en deux étages distincts. Dans l'étage supérieurelles sont petites et toutes d'égale volume; dans l'étage inférieur leur surcharge vitelline les rend moins régulières et leur donne des dimensions exagérées. La cavité blastuléenne n'est que la fente équatoriale agrandie et l'invagination se fait péniblement pendant la phase gastruléenne. Néanmoins la cavité intestinale gastru-

l'éenne est parfaitement nette et elle se termine par un orifice extérieur : l'anus de Rusconi.

L'œuf des oiseaux peut être choisi comme le type de la segmentation inégale et partielle. C'est selon ce dernier mode que l'ovule humain se segmente. On pense toutefois qu'il se différencie ainsi que celui des mammifères, de l'ovule des oiseaux par cette particularité : sa cavité vitelline, au lieu d'être remplie par un vitellus nutritif solide, n'est distendue que par une substance liquide rapidement résorbée.

Stade de la cavité de segmentation. — Le vitellus formatif dans l'ovule des oiseaux, de même que dans celui des mammifères, est accumulé vers le pôle supérieur de l'ovule où il affecte, au début, une forme légèrement discoïde, s'accusant davantage lorsque la segmentation cellulaire l'a entièrement divisé : de là, son nom de *disque germinatif*.

Une fois l'œuf complètement développé, le disque germinatif appelé aussi *cicatricule*, ne tarde pas à se segmenter. Un petit sillon, première trace de la segmentation, apparaît à sa surface. Un second sillon le coupe bientôt à angle droit en son milieu.

Ces sillons représentent les extrémités des méridiens qui, en se coupant au pôle supérieur de l'ovule, déterminent théoriquement la division de l'ovule en quatre quartiers. Peu après les sillons se multiplient, la surface du disque germinatif est en quelque sorte craquelée, fendillée par leurs rencontres.

Sur une coupe, ces sillons creusent profondément le vitellus et le divisent en une série de dentelures, ou de bourgeons, au centre desquels on découvre un noyau. Par la suite un large sillon horizontal achèvera de dé-

limiter inférieurement, dans l'épaisseur du disque germinatif, les bourgeons cellulaires transformés ainsi en cellules complètes et libres. Ces cellules se juxtaposent alors régulièrement en une sorte de revêtement épithélial.

Au dessous du sillon horizontal, le disque germinatif continue à se fragmenter, et chacun des nouveaux bourgeons qui prennent naissance est, comme les précédents, pourvu d'un noyau.

Tandis que se poursuit ainsi la segmentation, le sillon horizontal, qui n'était d'abord qu'une simple fente, s'élargit et prend le nom de cavité de segmentation. C'est la blastula précédemment décrite dans la segmentation partielle.

A la fin du stade de la cavité de segmentation, les éléments cellulaires sont disposés en deux groupes, en deux étages qui offrent des caractères différents. L'étage supérieur rappelle, par la juxtaposition bien ordonnée de ses cellules, un revêtement épithélial : c'est l'ectoderme. L'étage inférieur se compose de cellules irrégulièrement disposées et qui représentent des sphères de segmentation d'inégal volume : c'est l'entoderme primitif.

Stade de la cavité sous-germinale. — La segmentation continuant dans l'intérieur du vitellus formatif, il arrive un moment où le disque germinatif, entièrement divisé, n'est plus qu'un amas cellulaire bien circonscrit inférieurement par une nouvelle cavité, dite sous-germinale. A mesure que celle-ci grandit, la cavité de segmentation, qui divisait l'ovule en deux étages, diminue, s'efface et redevient une simple fente.

L'étage supérieur, l'ectoderme, est étendu en une

sorte de toile cellulaire et son bord périphérique s'incurve en bas pour aller rejoindre, sans ligne de démarcation, l'étage inférieur, ou entoderme primitif. Il résulte, si l'on tient compte de la présence de la cavité de segmentation, située entre les deux étages, et réduite actuellement à l'état de cavité virtuelle, une sorte de sac aplati au-dessous duquel la cavité sous-germinale s'est considérablement agrandie par suite du retrait qui a amené l'entoderme primitif au contact de l'ectoderme.

De même que la cavité de segmentation a pu être regardée comme l'homologue de la blastula, de même, selon Duval, la cavité sous-germinale peut-être regardée comme un intestin primitif, comme l'homologue de la gastrula.

Après l'invagination de l'entoderme primitif dans l'intérieur de la cavité hémisphérique de l'ectoderme, invagination qui forme la cavité gastruléenne, (cas de l'amphioxus), le *blastoderme* s'est trouvé constitué par une sorte de sac. Ses parois sont incurvées autour de la cavité gastruléenne, et celle-ci communique avec l'extérieur par un orifice désigné sous le nom de *blastophore*.

Chez l'oiseau, l'incurvation du blastoderme n'a pu avoir lieu autour de la masse vitelline trop considérable située au-dessous de lui. Mais si l'incurvation n'a pas eu lieu, du moins retrouve-t-on un sac pareillement constitué par l'adossement de l'entoderme primitif à l'ectoderme soudés ensemble au niveau du bourrelet blastodermique. Ce sac est allongé horizontalement au-dessus de la cavité sous-germinale.

Il reste à découvrir l'orifice par lequel la cavité sous-germinale communique avec l'extérieur, c'est-à-dire l'homologue du blastophore.

Duval pense l'avoir reconnu dans le croissant qui précède la formation de la ligne primitive.

Ce croissant serait la trace en un point du blastoderme, de l'effort d'invagination tenté par le blastoderme. Par suite de l'agrandissement du blastoderme, ce croissant allongerait ses cornes, et la figure en aimant, ou *diapason*, qu'il présenterait alors serait une fente un orifice analogue à l'anus de Rusconi qui, dans l'ovule des batraciens, mettrait la gastrula, l'intestin primitif en communication avec l'extérieur.

Plus tard cette fente disparaîtrait par soudure de l'ectoderme et de l'entoderme à son niveau, ce qui constitue la *plaque axiale*. Parfois cette fente tarde à se refermer, une masse vitelline, l'analogue du bouchon d'Ecker, en obstrue l'ouverture, et les lèvres de la fente sont constituées par l'incurvation de l'ectoderme qui s'infléchit en bas pour rejoindre l'entoderme sous-jacent. Cette disposition permet de comparer la fente décrite par Duval à un blastophore.

Nous venons de suivre la segmentation ovulaire de l'œuf d'oiseau depuis son apparition jusqu'à la fin de période gastruléenne, jusqu'à la formation d'un blastoderme didermique rappelant par sa configuration un sac clos de toutes parts et qui porte à son extrémité inférieure une échancrure en forme de diapason. La soudure de l'ectoderme à l'entoderme primitif s'est faite sur ses bords périphériques et a donné lieu à l'apparition d'un bourrelet saillant (bourrelet blastodermique qui, circonscrivant entièrement le blastoderme, est plus mince à son extrémité supérieur, et plus épais, à son extrémité postérieure. On peut suivre à ce niveau son incurvation, en forme de croissant, origine de la fente de Duval précédemment décrite. Lorsque les deux

lèvres de l'incurvation se rejoignent en se soudant, la plaque axiale est créée.

Apparition du mésoderme. — Ensuite la cavité sous-germinale, cavité gastruléenne, continue à s'accroître, mais au moment où elle atteint ses dimensions les plus grandes, le bourrelet blastodermique a disparu. L'ectoderme, en effet, a relevé ses bords et s'est étendu sur le vitellus au-delà de l'entoderme primitif.

En même temps, on s'aperçoit qu'une couche cellulaire s'est détachée inférieurement de l'entoderme primitif pour se mettre en connexion avec le vitellus qui forme les bords taillés à pic par lesquels la cavité sous-germinale est circonscrite. Cette couche cellulaire devient l'*entoderme définitif* ; ses connexions forment à l'extrémité supérieure du blastoderme un bourrelet épais qui décrit une courbe en arc, et auquel on a donné le nom de *croissant entodermo-vitellin*.

Le groupe cellulaire de l'entoderme primitif resté adjacent à l'ectoderme au niveau de la plaque axiale est devenu le *mésoderme*. Le mésoderme semble ainsi prendre naissance au niveau de la plaque axiale pour, de là, s'étendre et s'étaler entre les deux autres feuillets. Le blastoderme est maintenant tridermique.

A l'examen extérieur, sous un faible grossissement, le blastoderme présente une *aire transparente* supérieure en forme de croissant, et une *aire opaque* d'abord située inférieurement, mais qui envahit peu à peu au fur et à mesure du développement du blastoderme toute l'étendue de celui-ci :

Dans l'aire obscure, on remarque une ligne, dite *ligne primitive*, que semble surmonter un croissant qui décrit, dans l'aire transparente, une courbe parallèle à son bord supérieur.

Sur les coupes, on constate que le croissant correspond au bourrelet entodermo-vitellin vu par transparence, que la ligne primitive n'est autre qu'une légère incurvation en gouttière de l'ectoderme au dessus de la plaque axiale, que l'aire transparente est due au passage des rayons lumineux à travers le blastoderme aminci qui recouvre la cavité sous-germinale, et que l'aire obscure qui projette progressivement son ombre sur la surface entière du blastoderme est le résultat de l'extension du mésoderme entre ses feuillets.

Ainsi tous les ovules des animaux, pour se développer, subissent un travail de division cellulaire en rapport avec l'un des trois modes de segmentation que nous connaissons.

Ce travail aboutit en premier lieu à la formation de deux étages cellulaires distincts séparés par un sillon horizontal, ébauche de la blastula. Les deux étages cellulaires se transforment bientôt en deux feuillets, se rejoignant par leur bord et circonscrivant une nouvelle cavité, la gastrula qui effacera, la première et rendra ces feuillets sous-jacents l'un à l'autre.

Réduit à ces deux derniers feuillets, le blastoderme est didermique. Lorsque le mésoderme s'est détaché plus tard de l'endoderme, le blastoderme est devenu tridermique.

Formation complète du blastoderme. — Mais à quel moment convient-il de comprendre ces feuillets sous cette dénomination : le blastoderme ?

Les recherches minutieuses, les descriptions précises de Duval nous ont entièrement éclairé aujourd'hui sur le processus de la segmentation parthénogénétique observé par lui dans l'œuf de poule. Il en résulte que si

la segmentation ovulaire pouvait avoir lieu sans fécondation préalable, elle s'arrête, dans ce cas, au moment où le disque germinatif est transformé en un groupe cellulaire entièrement distinct du vitellus environnant dont il est séparé par un espace qui, en s'agrandissant plus tard, devient la cavité sous-germinale. Mais tous les phénomènes de vitalité disparaissent dans l'œuf non fécondé avant que la phase gastruléenne ne se déroule, avant que, autrement dit, l'ovule segmenté ne se replie sur lui-même pour se constituer un intestin primitif.

Il semble logique, par suite, de n'appliquer la dénomination de *blastoderme* aux feuillets cellulaires qu'au moment où ils traversent la phase gastruléenne, puisque le blastoderme caractérise ce qui est destiné à vivre et à s'organiser dans l'œuf, et non ce qui est destiné à disparaître.

Chez les vertébrés, la phase gastruléenne se termine au moment où le mésoderme se sépare de l'entoderme. Mais à peine en possession de ces trois feuillets, le blastoderme est prêt à évoluer, de manière à donner naissance à un être embryonnaire. Des replis, en soulevant ou en déprimant les feuillets, ébauchent peu à peu l'embryon.

La division primitive des ovules en œufs holoblastiques (segmentation totale) et en œufs méroblastiques (segmentation partielle) retrouve ici toute son importance.

Dans les premiers, en effet, l'ovule s'est entièrement partagé en formant chez les céphalochordes et les vertébrés trois feuillets, que l'embryon emploiera en totalité pour s'organiser.

Dans les œufs méroblastiques, au contraire, une portion restreinte de l'ovule, en se segmentant, a créé

le blastoderme, mais une énorme quantité de vitellus est restée indépendante. Au moment où le blastoderme se replie sur lui-même pour esquisser l'embryon, il se propage et se déploie autour de cette réserve nutritive, et l'embryon y puisera, plus tard, les sucres indispensables à sa nourriture.

L'ovule de l'amphioxus peut être considéré comme le type des œufs holoblastiques ; celui de la grenouille offre une phase intermédiaire où le vitellus nutritif, déjà considérable, gêne la segmentation, qui en est retardée, il est vrai, mais qui cependant s'accomplit en totalité.

Les œufs des élasmobranches, des téléostéens, des ganoïdes, autrement dit les œufs des poissons en général sont franchement méroblastiques et présentent à l'examen un blastoderme embryonnaire et un blastoderme extra-embryonnaire.

En montant vers les animaux supérieurs, il est à noter que l'embryon, pour s'organiser, exige une nutrition plus complète, et une protection plus efficace contre les agents extérieurs.

Aussi, le blastoderme extra-embryonnaire, après avoir formé chez les poissons une vésicule ombilicale, donnera en outre naissance, chez les vertébrés supérieurs (mammifères, sauropsidés, etc.), à une nouvelle annexe, l'*amnios*. Il formera également l'*allantoïde* qui atteindra, chez l'oiseau, un développement complet et aboutira déjà à un organe placentaire, précurseur du *placenta* des mammifères.

Ainsi, dans la formation de l'embryon et des annexes embryonnaires chez les vertébrés, on constate une gradation, un perfectionnement de plus en plus complet au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle animale.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION DU BLASTODERME

BLASTODERME EMBRYONNAIRE : GOUTTIÈRE MÉDULLAIRE, CAPUCHON ECTODERMIQUE, CAPUCHON ENTODERMIQUE, PROTOVERTÈBRES, FOVEA CARDIACA, EXTRÉMITÉ CÉPHALIQUE, INTESTIN SUPÉRIEUR, EXTRÉMITÉ CANDALE, INTESTIN POSTÉRIEUR, CLOAQUE, CAVITÉ INTESTINALE MOYENNE, BLASTODERME EXTRA-EMBRYONNAIRE, LAMES MÉSDERMIQUE, COELOME.

Des embryologistes, tels Huxley, Balfour, Hertwig, se sont attachés à de longues études sur les ovules des poissons et des reptiles. Mais seul Mathias Duval a employé la méthode qui permet de formuler des inductions rigoureuses en embryologie. Cette méthode, nous le savons, consiste à suivre le processus d'organisation de l'embryon jusqu'en ses replis les plus cachés à l'aide de coupes en séries pratiquées sur des embryons dont l'âge varie entre eux d'heure en heure.

Elle a pu être appliquée à l'examen de l'œuf de Poiseau.

C'est dans l'œuf des oiseaux que le développement de la vésicule ombilicale, de l'amnios et de l'allantoïde a été le mieux observé jusqu'ici, et l'organe placentaire, précurseur du placenta, que Duval y a découvert, établit comme un lien de transition entre les oiseaux et les mammifères.

Les annexes embryonnaires naissent comme l'embryon aux dépens du blastoderme, reprenons donc l'étude du blastoderme au point où nous l'avons laissé, c'est-à-dire au moment où il était en possession de ses trois feuillets, et recherchons par quel processus chez l'oiseau ce blastoderme va former en premier lieu l'embryon, en second lieu les annexes embryonnaires de l'embryon.

Il a été dit déjà que l'ectoderme, relevant ses bords, dépassait la région occupée primitivement par le vitellus formatif et s'étendait autour de l'œuf, suivi d'ailleurs du mésoderme qui reste un peu en arrière. L'entoderme, de son côté, est entré en connexion avec le vitellus au niveau du rempart vitellin qui circonscrit la cavité sous-germinale. Il suit, pour s'étendre, une marche particulière.

L'accroissement du feuillet interne, dit Duval, se « fait aux dépens du vitellus, c'est-à-dire par la multiplication des noyaux dans la couche vitelline superficielle. »

L'ectoderme et le mésoderme, au contraire, s'accroissent par multiplication de leurs propres cellules.

La région blastodermique occupée autrefois par le vitellus formatif et où naîtra l'embryon, porte le nom d'*aire embryonnaire*, tandis que la région où s'étend le blastoderme autour de l'ovule porte celui d'*aire extra-embryonnaire*, ou *aire vitelline*.

Blastoderme embryonnaire. — Les premiers replis du blastoderme au niveau de l'aire embryonnaire déterminent une incurvation en gouttière de l'ectoderme sur le prolongement de la ligne primitive. Cette incurvation, dont les parois s'épaississent par multiplication des assises cellulaires, est désignée sous le nom de

gouttière médullaire. Car c'est elle qui, plus tard, transformée en un long cylindre, deviendra le canal de l'épendyme, et ses parois engendreront les cordons de la moelle.

Gouttière médullaire. — L'apparition de la gouttière médullaire annonce la naissance de l'embryon. Son incurvation déprime l'ectoderme, et cette dépression ira jusqu'à s'imprimer en quelque sorte sur l'entoderme, ainsi que l'on peut s'en rendre compte sur les coupes.

Capuchon ectodermique. — Un second repli ectodermique se dessine bientôt. Mais au lieu d'être le résultat d'une dépression dans le feuillet, il provient d'un soulèvement. Il produit à l'extrémité de l'aire embryonnaire, un *capuchon ectodermique* (il importe de ne pas le confondre avec le *capuchon amniotique*, qui apparaît dans la suite). Ce capuchon se forme comme si on avait introduit le doigt entre l'ectoderme et le mésoderme, parallèlement à la gouttière médullaire, faisant ainsi saillir l'aire embryonnaire ectodermique et creusant à l'extrémité supérieure de cette aire un cul-de-sac dont l'aspect est en effet assez semblable à un capuchon.

Capuchon entodermique. — Et de même que l'entoderme s'était légèrement incurvé pour se modeler sur la proéminence de la gouttière médullaire, de même il se bombe dans la dépression digitale de l'ectoderme et figure alors un *capuchon entodermique*.

Protovertèbres Fovea cardiaca. — Le mésoderme, étendu entre les deux autres feuillets ectodermique et entoder-

mique, s'épaissit au-dessous de la gouttière médullaire pour constituer la *corde dorsale* et, latéralement, les *protovertèbres*. Mais, n'accompagnant pas jusqu'à l'extrémité supérieure de l'aire embryonnaire les deux autres feuillets pour dessiner un capuchon mésodermique, il envoie une simple lame au-devant du bord inféro-interne du capuchon entodermique, lame qui remplit l'espace désigné sous le nom de *forva cardiaca*.

Extrémité céphalique. Intestin supérieur. — Les capuchons ectodermique et entodermique qui occupent l'extrémité supérieure de l'aire embryonnaire constituent l'extrémité céphalique de l'embryon. Dans l'épaisseur des parois du capuchon ectodermique apparaîtront plus tard les vésicules cérébrales. Le capuchon entodermique circonscrit une cavité oblongue, à paroi entodermique, qui, à ce moment, s'appelle l'*intestin supérieur* et deviendra plus tard la cavité pharyngienne. Au niveau de la lame mésodermique, dans le fovea cardiaca, naîtra le cœur, représenté d'abord par l'endocarde et le péricarde.

Extrémité caudale. Intestin postérieur. Cloaque. — A la 23^e heure d'incubation, chez le poulet, les replis céphaliques par lesquels se manifeste d'abord l'extrémité céphalique de l'embryon, sont déjà apparents. A la 48^e heure, des replis analogues, mais moins accusés, ébauchent l'extrémité caudale de l'embryon. A la 72^e heure, les capuchons entodermique et ectodermique sont largement développés. Le capuchon entodermique limite une cavité à paroi entodermique qui est l'*intestin postérieur*. Le capuchon ectodermique, se retournant en dedans, au niveau de son bord interne, produit une

dépression qui regarde l'intestin postérieur. Cette dépression est l'origine du *cloaque*.

Dans l'intestin postérieur, une dépression digitale, d'où naîtra l'allantoïde, se creuse également aux dépens du capuchon entodermique. Voilà nettement délimitées l'extrémité céphalique et l'extrémité caudale de l'embryon.

Cavité intestinale moyenne.— A droite et à gauche une nouvelle incurvation latérale du blastoderme déprime l'ectoderme et marque les bornes latérales de l'embryon du côté de sa face dorsale. En même temps l'entoderme se replie inférieurement pour donner des parois à la cavité intestinale moyenne, laquelle établit une communication entre l'intestin supérieur et l'intestin postérieur. Ces replis latéraux par, leur saillie à la face ventrale de l'embryon unissent, le capuchon entodermocéphalique ou capuchon entodermo-caudal. En examinant, à ce moment, le blastoderme retourné sur lui-même, c'est-à-dire de manière à ce que l'embryon se présente par sa face ventrale, ou constate la justesse de l'image de Mathias Duval qui compare la cavité intestinale à celle d'un soulier.

Blastoderme extra-embryonnaire. — Nous venons donc d'assister à la formation, par le blastoderme, des organes essentiels de l'embryon. Mais là ne se borne point le rôle du blastoderme. Ne doit-il pas donner naissance aux annexes de l'être qui, lentement, s'organise ? Il convient, par conséquent, de porter l'attention sur la région extra-embryonnaire de ce blastoderme, et de rechercher comment le blastoderme extra-embryonnaire découle du blastoderme embryonnaire et s'y relie.

Lames mésodermiques. — L'ectoderme, après s'être replié tout autour de l'embryon pour le délimiter, se prolonge dans l'aire vitelline. De son côté, l'entoderme, après s'être soulevé à la face ventrale de l'embryon pour circonscrire la cavité intestinale, se déroule vers le vitellus. Le mésoderme, lui aussi, se propage dans l'aire vitelline, en s'insinuant entre l'ectoderme et l'entoderme. Il se dédouble, en même temps, en deux lames dont le clivage débute près des protovertèbres de l'embryon, et se continue dans l'épaisseur du blastoderme extra-embryonnaire. De ces deux lames ainsi décollées l'une, fibro-cutanée, s'unit à l'ectoderme, l'autre fibro-intestinale, s'unit à l'entoderme. Il en résulte deux feuillets composés qui joueront un rôle tout différent dans la constitution des annexes.

Cœlome. — Le dédoublement du mésoderme a donné lieu à une fente qui s'agrandit rapidement en une vaste cavité désignée sous le nom de *cœlome*. La partie de cette cavité qui est dans l'embryon s'appelle cœlome interne et la partie qui est dans l'aire vitelline s'appelle cœlome externe.

CHAPITRE IV

ANNEXES DE L'EMBRYON : L'AMNIOS.

En évoluant, le blastoderme a donné naissance à l'embryon et à ses annexes.

Parmi les annexes, il en est un qui joue un rôle tout particulier : c'est l'*amnios*. Il ne remplit pas, comme les autres, de fonction nutritive : il paraît uniquement destiné à protéger l'être vivant contre les dangers extérieurs, à le mettre à l'abri des chocs et des secousses.

L'*amnios* que l'on peut étudier tout d'abord, est constitué par la paroi externe du coelome externe, laquelle devient aussi plus tard le *chorion secondaire*.

Cette paroi, composée du feuillet ectodermique et de la lame fibro-cutanée du mésoderme, se replie au dessus de l'extrémité céphalique de l'embryon, qu'elle coiffe, et voile peu à peu, en l'entourant, d'un énorme capuchon translucide (*capuchon amnio-céphalique*.)

Elle se replie également bientôt au niveau de l'extrémité caudale de l'embryon, qu'elle coiffe et voile aussi d'un capuchon (*capuchon amnio-caudal*).

Ces replis de la paroi externe du coelome, en se propageant latéralement autour du corps de l'embryon, et les capuchons amniotiques, en marchant à la rencontre l'un de l'autre, circonscrivent une ouverture circulaire de plus en plus étroite. Cet orifice est une sorte d'ombilic amniotique plus rapproché de l'extrémité caudale que de l'extrémité céphalique, ce qui est dû au déve-

loppement plus rapide du capuchon amnio-céphalique.

Sur les coupes pratiquées perpendiculairement à l'extrémité céphalique, on peut suivre le processus de développement de l'amnios. Le repli de la paroi externe du cœlome externe apparaît à droite et à gauche, sous l'aspect de deux bourgeons qui s'élancent au-dessus de la face dorsale de l'embryon, à la rencontre l'un de l'autre. Ces bourgeons sont revêtus par le feuillet ectodermique double de la lame fibro-cutanée mésodermique. Au fur et à mesure que l'on examine des coupes, où le processus est plus avancé, l'espace qui sépare l'extrémité des bourgeons se retrécit, puis finalement les bourgeons amniotiques se touchent par leurs extrémités. Mais, sur une certaine étendue, la paroi amniotique, en son milieu, est dépourvue de mésoderme dans son épaisseur.

La même disposition se retrouve sur les coupes pratiquées perpendiculairement à l'extrémité caudale de l'embryon, mais la région médiane de l'amnios dépourvue de mésoderme représente une bande plus étroite.

Quand l'amnios est entièrement formé, on constate sur toute son étendue, la présence du mésoderme. On reconnaît alors sur une coupe, que sa moitié inférieure se compose, de dedans en dehors, de l'ectoderme et d'une lame mésodermique, et que, sa moitié supérieure se compose, de dehors en dedans, de l'ectoderme et d'une lame mésodermique. On peut dire que cette moitié supérieure continue le chorion au niveau de l'amnios.

On reconnaîtra encore, à l'aide des mêmes coupes, que la moitié de la paroi de la cavité amniotique est représentée par l'amnios, et l'autre moitié par l'ectoderme de la face dorsale de l'embryon.

La cavité amniotique s'agrandit latéralement à mesure que se creusent les replis latéraux par lesquels l'ectoderme limitait l'embryon au début. Le liquide amniotique, qui occupe la cavité, baigne peu à peu tout l'embryon et refoule de toutes parts la paroi amniotique. Celle-ci ira s'appliquer contre la paroi de la vésicule ombilicale et fournira une sorte de manchon amniotique aux pédoncules de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde.

CHAPITRE V

Annexes de l'embryon : LA VÉSICULE OMBILICALE.

§ 1^{er}. — FORMATION DE LA VÉSICULE OMBILICALE. — RAPPORTS ANATOMIQUES DE LA VÉSICULE OMBILICALE AVEC L'EMBRYON.

Formation de la vésicule ombilicale. — En même temps que l'amnios naît de la paroi externe du cœlome externe, ce qui reste du blastoderme extra-embryonnaire se propage autour du vitellus pour constituer la paroi de la *vésicule ombilicale* dont le contenu, la *substance vitelline*, déterminera le rôle essentiellement nutritif de la vésicule ombilicale.

Le vitellus, dans le cours de son développement, offre trois zones différentes par suite de la marche inégale des feuillets blastodermiques. Tous les trois, à la partie supérieure du vitellus, recouvrent une région circulaire : c'est la *zone interne*. Une autre région circulaire inférieure est seulement recouverte par l'ectoderme : c'est la *zone externe*. Enfin, dans la région inférieure, au voisinage du pôle végétatif, une section du vitellus apparaît dénudée. Il en résulte une sorte d'orifice qui jouera plus tard un rôle important lorsqu'il s'agira de l'ombilic « ombilical ». Les trois feuillets ayant achevé leur extension autour du vitellus, les deux zones externe et interne disparaissent. En même temps, la membrane vitelline primitive, détruite, résorbée dans sa moitié hémisphérique supérieure, se retourne sur elle-même au devant de la région vitelline dénudée.

Au début, la paroi de la vésicule ombilicale comprenait, dans la majeure partie de son étendue, c'est-à-dire dans la zone interne, les trois feuillets blastodermiques.

Mais le clivage mésodermique dédouble le mésoderme en deux lames dans toute l'étendue de la paroi de la vésicule ombilicale et crée le coelome externe.

Il reste toutefois indivis au niveau de son bord inférieur. Là, il se renfle en un bourrelet mésodermique vasculaire, décrivant un anneau circulaire autour de la région dénudée du vitellus. L'ectoderme, qui a toujours précédé jusqu'ici le mésoderme, se renfle également à son bord inférieur en un bourrelet ectodermique : de là, un second anneau, plus petit que le précédent et situé au dedans de lui. En se rétrécissant de plus en plus, à la manière d'une bourse dont on serre les liens, ces deux anneaux constitueront l'ombilic ombilical.

En effet, l'ectoderme et son bourrelet terminal continuent à se prolonger au-delà du bourrelet mésodermique. Cependant lorsque celui-ci a resserré l'ombilic ombilical laissant seulement un petit pertuis, l'ectoderme, pour rester en avant du mésoderme, se retourne à la manière des lèvres qui font la moue. Cette portion ectodermique et son bourrelet terminal figurent la partie de la bourse qui est au-dessus des liens, tandis que le bourrelet mésodermique figure les liens constricteurs.

Des débris de la membrane vitelline coiffent encore l'orifice ectodermique et son bourrelet terminal à l'image d'un couvercle placé au-dessus d'un bocal. Une cavité reste donc au-devant de l'ombilic ombilical, dans laquelle existe une petite quantité de substance vitelline échappée de la vésicule ombilicale par le pertuis de l'ombilic. Puis un bouchon fibreux provenant du bourrelet mésodermique, prend la place de la cavité.

L'enveloppement du vitellus est ainsi achevé; la paroi de la vésicule ombilicale est complète, et la vésicule, close maintenant au niveau du pôle végétatif vitellin, ne communique plus qu'avec la cavité intestinale de l'embryon.

Rapports anatomiques de la vésicule ombilicale avec l'embryon. — Quels sont, actuellement, les rapports anatomiques de la vésicule ombilicale avec l'embryon?

L'ectoderme, a-t il été dit, après s'être replié latéralement autour de l'embryon pour le délimiter, a pénétré dans l'aire vitelline et a formé la couche externe de la paroi de la vésicule; l'entoderme, par des replis latéraux en saillie sur la face ventrale de l'embryon, a fourni des parois à la cavité intestinale moyenne; ces replis latéraux, unis aux replis dessinés par les bords des capuchons entodermiques céphalique et caudal, circonscrivent l'orifice, énorme tout d'abord, de la cavité intestinale de l'embryon. Après s'être ainsi replié sur lui-même, l'entoderme embryonnaire s'est prolongé directement avec l'entoderme vitellin.

Cependant, lorsque s'est produite l'occlusion de la vésicule au pôle végétatif de l'œuf, au niveau de l'ombilic ombilical, le blastoderme, à l'extrémité opposée du vitellus, a changé d'aspect. Le cœlome externe a éloigné l'ectoderme, ainsi que sa lame fibro-cutanée mésodermique sous-jacente. Ce double feuillet, maintenant détaché de la paroi de la vésicule, représente le *chorion secondaire*.

L'entoderme embryonnaire, au niveau des parois intestinales, est doublé de la lame interne fibro-intestinale du mésoderme; ses replis latéraux, ainsi doublés au niveau de la cavité intestinale qu'ils circonscrivent,

se rapprochent comme les feuillets d'un livre que l'on ferme. L'orifice intestinal, qui établit une communication entre l'intestin et la cavité vitelline, en devient plus étroit. La vésicule ombilicale, se resserrant de plus en plus pour aller se continuer avec l'entoderme embryonnaire doublé de sa lame fibro-intestinale (*splanchnopleure*), commence à se pédiculiser.

On pourrait presque dire que l'embryon tout entier se referme, à la façon d'un livre, car pareillement les replis latéraux de l'ectoderme qu'accompagne la lame fibro-cutanée (*somatapleure*) se creusent et se rapprochent.

Ainsi, le même processus qui, pour l'entoderme, aboutit à l'occlusion de la cavité intestinale et à la pédiculisation de la vésicule ombilicale, se remarque dans l'ectoderme. Consécutivement, la cavité amniotique s'agrandit et l'amnios tend à recouvrir le pédoncule de la vésicule ombilicale.

La vésicule ombilicale étant le premier annexe nutritif de l'embryon, renferme la réserve nutritive vitelline. Mais les échanges nutritifs entre l'embryon et la vésicule ombilicale ne sauraient avoir lieu que par l'intermédiaire de la circulation. Aussi, il convient de suivre, pour terminer la description de la vésicule ombilicale, le développement de cette circulation qui, sous la désignation d'*aire vasculaire*, forme un vaste réseau sanguin rayonnant entre les feuillets internes de la paroi abdominale. Ce réseau, qui parcourt l'embryon, établit un cercle complet : c'est la circulation *embryo-vitelline*.

§ 2. — CIRCULATION DE LA VÉSICULE OMBILICALE. — RAPPORTS ANATOMIQUES DE LA CIRCULATION DE LA VÉSICULE OMBILICALE AVEC LA CIRCULATION DE L'EMBRYON. — CERCLE DE LA CIRCULATION EMBRYO-VITELLINE. — CIRCULATION EMBRYONNAIRE CONCOMITANTE.

Circulation de la vésicule ombilicale. — La paroi primitive des vaisseaux est constituée par leur endothélium qui prend naissance entre le feuillet entodermique et le feuillet mésodermique interne.

Les premiers vaisseaux qui apparaissent sont de petits îlots que l'on remarque dans le blastoderme extra-embryonnaire s'étendant sur la partie vitelline de l'œuf, et qui forme la paroi de la vésicule ombilicale. Ces îlots se réunissent en un réseau vasculaire appelé *aire vasculaire*. Les vaisseaux qui composent ce réseau vasculaire se réunissent du côté de l'embryon pour donner naissance aux deux veines *omphalo-mésentérique* droite et gauche. A chacune de ces veines appartiennent deux branches ou veines omphalo-mésentériques inférieures et supérieure. Les veines omphalo-mésentériques supérieures dessinent autour de l'extrémité céphalique de l'embryon les branches d'une lyre auxquelles vient se réunir une veine circulaire qui limite l'aire vasculaire et porte le nom de *sinus terminal*. Peu à peu l'aire vasculaire s'étend de plus en plus dans l'épaisseur du blastoderme extra-embryonnaire et le sinus terminal, qui en dessine les bords, agrandit de plus en plus sa circonférence pour se conformer aux dimensions de l'ovule.

A un moment donné, il se confondra dans l'œuf des oiseaux avec la ligne équatoriale de l'ovule. Au-dessous de cette ligne, l'envahissement progressif du vitellus

par l'aire vasculaire se continue avec moins de rapidité qu'auparavant ; le sinus terminal devient moins net et s'efface peu à peu. Telle est la marche extensive de l'aire vasculaire entre l'entoderme et la lame interne du mésoderme.

Rapports anatomiques de la circulation de la vésicule ombilicale avec la circulation de l'embryon. — En même temps que s'est formée l'aire vasculaire dans l'épaisseur de la paroi de la vésicule ombilicale, le cœur s'est formé dans l'embryon. Il n'est d'abord représenté que par l'endocarde que constitue une seule couche de cellules endothéliales, et il est placé dans la *fovea cardiaca*, espace situé à la face ventrale de la tête de l'embryon, entre le bord inférieur du capuchon céphalique entodermique et le bord inférieur du capuchon céphalique ectodermique, bords que Duval désigne sous le nom de replis. Plus tard le mésoderme, pénétrant dans la *fovea cardiaca*, donnera naissance au péricarde.

Ce cœur primitif ressemble à deux poches en cul-de-sac, où aboutissent les deux veines omphalo mésentériques. Bientôt disparaît la cloison médiane de ces deux poches et ainsi le cœur qui, selon certains anthropologistes, était double, devient simple. Ce n'est plus qu'un tube droit portant un renflement inférieur, ou sinus veineux, dont la cavité va recevoir le sang des veines mésentériques droite et gauche, et un renflement supérieur, ou bulbe artériel, d'où va émerger l'aorte.

Cette aorte, qui est l'aorte primitive, se bifurque, une fois émergée, en deux branches, ou aortes primitives, qui parcourent longitudinalement l'embryon selon le trajet suivant : elles s'avancent d'abord au-devant du capuchon céphalique interne qui forme l'*intestin supé-*

rieur, ou pharynx, puis, ayant atteint le sommet de ce capuchon, ce qui les rend sous-jacentes aux vésicules cérébrales, elles se placent sous les côtés latéraux du pharynx et se recourbent pour donner naissance aux aortes primitives descendantes. Celles-ci longent le pharynx en arrière, descendent le long de la cavité intestinale primitive, entre l'entoderme et les proto-vertèbres, et elles ne se terminent qu'aux approches de l'extrémité caudale embryonnaire.

De la partie médiane abdominale de ces aortes primitives dérivent deux artères : l'artère omphalo-mésentérique droite qui prend son origine à l'aorte abdominale droite et l'artère omphalo-mésentérique gauche qui prend la sienne à l'aorte abdominale gauche. La direction générale de ces deux artères est perpendiculaire à l'axe des aortes abdominales, lesquelles ramènent le sang de l'embryon à la vésicule ombilicale.

Cercle de la circulation embryo-vitelline. — Le sang, ayant parcouru le réseau de l'aire vasculaire, arrive au cœur de l'embryon par les deux veines omphalo-mésentériques gauche et droite, et de là, après avoir traversé le sinus veineux et le bulbe artériel, passe dans les deux aortes primitives qui le conduisent le long de l'embryon. Il revient ensuite dans le réseau vasculaire par les artères omphalo-mésentériques gauche et droite. Il résulte ainsi un circuit fermé que l'on peut appeler *circulation embryo-vitelline*.

Circulation embryonnaire concomitante. — Mais à côté de cette circulation qui met l'embryon en rapport avec la vésicule ombilicale, sa première annexe, une autre circulation propre à l'embryon s'établit. En effet,

au fur et à mesure que celui-ci se développe, de nouveaux organes apparaissent, et comme ils demandent à être nourris, d'autres vaisseaux, veines ou artères, se constituent. En même temps, le cœur se modifie pour pouvoir suffire à son rôle de plus en plus prépondérant. Après n'avoir été qu'un simple tube droit, il a subi plusieurs courbures et plusieurs renflements. Il s'est incurvé de droite à gauche, s'est renflé, à sa partie inférieure, en sinus veineux dont la cavité reçoit les veines omphalo-mésentériques; il s'est aussi renflé à sa partie supérieure, pour produire le bulbe artériel d'où ont émergé les artères descendantes primitives. Puis le sinus veineux s'est relevé en arrière, tandis que le bulbe artériel s'est abaissé.

Le cœur a reçu de nouvelles veines et le système artériel qui dérive de lui se complique. Lorsque apparaissent dans l'embryon les fentes branchiales, des rameaux anastomotiques, ou arcs branchiaux, passant entre chaque fente, mettent en communication, au niveau du pharynx, chaque aorte primitive ascendante avec sa portion céphalique descendante.

Chez les poissons, ces arcs branchiaux persistent et vont se ramifier dans les bronches, mais chez les vertébrés supérieurs, ils ne sont que transitoires et rappellent une disposition ancestrale.

D'autre part, les aortes abdominales, s'étant réunies dans la plus grande partie de leur trajet en un tronc unique, semblent se terminer par les artères omphalo-mésentériques droite et gauche. Celles-ci, toutefois, ne sont que des branches collatérales : les véritables branches terminales sont ces aortes primitives, qui demeurent distinctes au-dessous du point d'émergence des artères omphalo-mésentériques, et qui, une

fois les aortes abdominales réunies en un seul tronc, s'appellent artères iliaques. Puis, dès que l'extrémité caudale de l'embryon s'organise, l'artère sacrée moyenne naît au point de jonction de ces artères iliaques.

CHAPITRE VI

Annexes de l'embryon . L'ALLANTOÏDE.

§ 1. — FORMATION DE L'ALLANTOÏDE. — PREMIER STADE DU DÉVELOPPEMENT DE L'ALLANTOÏDE. — SECOND STADE DU DÉVELOPPEMENT DE L'ALLANTOÏDE. — ORGANE PLACENTOÏDE. — RAPPORTS DE L'ALLANTOÏDE AVEC L'EMBRYON.

L'allantoïde marque une nouvelle phase dans la vie embryonnaire.

C'est chez les vertébrés supérieurs qui respirent à l'aide de poumons, que cet annexe acquiert une importance considérable et un complet développement.

Nous décrirons l'allantoïde telle qu'on l'observe dans l'œuf des oiseaux. Non seulement il est facile de bien observer son évolution dans cette classe des vertébrés, mais encore elle établit un lien de transition entre les vertébrés-anallantoïdiens, et les vertébrés-allantoïdiens de Milne-Edwards. En outre, l'allantoïde des oiseaux aboutit à un organe placentaire que l'on peut considérer comme la première apparition du placenta chez les vertébrés.

Formation de l'allantoïde. — La vésicule allantoïdienne a pour origine une dépression digitale que l'on peut observer, à la 48^e heure de l'incubation, à l'extrémité de l'intestin caudal de l'embryon.

Cette dépression s'agrandit rapidement. En même temps l'ectoderme se relève pour former le capuchon

ento-dermo caudal. La vésicule allantoïdienne se trouve alors interposée entre le fond du capuchon et son bord supérieur. Bientôt ce bord supérieur se rabat dans l'intérieur de la cavité intestinale et son revêtement entodermique s'accole au revêtement entodermique de cette cavité. L'allantoïde, à ce moment, est complètement séparée de l'intestin postérieur sus-jacent.

Premier stade du développement de l'allantoïde. — Continuant son évolution rapide, l'allantoïde, dans un premier stade va entourer successivement l'embryon, l'amnios et la vésicule ombilicale.

Tout d'abord, quand l'allantoïde surgit en dehors de l'embryon, elle se dispose entre celui-ci et la paroi de la vésicule ombilicale, c'est-à-dire dans le coelome externe dont le plancher est constitué par la paroi de la vésicule ombilicale et dont le plafond est constitué par le chorion. Elle se propage dans le coelome, prend contact avec le chorion, sa lame fibro-intestinale, qui la recouvre, se soude à la lame fibro-cutanée du chorion. Elle continue à s'étaler au-dessous du chorion, passe au devant de l'amnios et en sépare la membrane choriale qui, à ce niveau, avait pris part à la constitution des replis amniotiques. Poursuivant son chemin dans le coelome externe, elle entoure la vésicule ombilicale qu'elle abandonne au voisinage du bourrelet mésodermique qui termine le coelome externe.

Second stade du développement de l'allantoïde. — Dans un second stade l'allantoïde va parvenir jusqu'au petit bout de l'œuf. En se déployant pour recouvrir l'œuf en entier, l'allantoïde a progressé de tous les côtés à la fois, formant un sac à double paroi qui enve-

loppé l'œuf de toutes parts. Sur les coupes, à mesure que s'étend l'allantoïde vers le petit bout de l'œuf, on voit les bords du sac se rapprocher à droite et à gauche. Ces bords s'adossent, se soudent, mais la cloison résultant de leur soudure, ne tarde pas à disparaître, et les cavités droite et gauche du sac [allantoïdien communiquent entre elles. Pour faire le tour de l'œuf, l'allantoïde a dû, par suite de sa progression dans le cœlome externe, achever de cliver le feuillet mésodermique, autrement dit de dédoubler jusqu'au bourrelet mésodermique de l'ombilic ombilical la paroi de la vésicule ombilicale. En repoussant au devant d'elle la moitié de cette paroi, c'est-à-dire l'ectoderme doublé de sa lame mésodermique fibro-cutanée, l'allantoïde a déterminé une dépression circulaire qui prolonge le cœlome externe au dessus de la masse albumineuse accumulée au petit bout de l'œuf. En d'autres termes, en s'étendant autour de l'œuf, l'allantoïde s'est coiffée de la paroi externe, du cœlome externe qu'elle repousse toujours au devant d'elle. Cette paroi a suivi le même processus que l'allantoïde, lorsque les bords du sac allantoïdien se sont rejoints enfin au petit bout de l'œuf pour former une cavité circulaire unique.

Organe placentaire. — Par suite, la masse d'albumine accumulée au petit bout de l'œuf a été circonscrite par une paroi composée de deux feuillets, l'interne est ectodermique et l'externe est mésodermique. A la paroi interne de ce sac surgissent des bourgeons ectodermiques qui pénètrent dans l'épaisseur de l'albumine. Dans ces bourgeons le feuillet fibro-cutané envoie de son côté des prolongements mésodermiques et l'allantoïde, qui entoure ce sac avec lequel elle est soudée, apporte à celui-ci des vaisseaux.

Tel est l'organe placentaire précurseur du placenta. Mais ici les villosités au lieu de pénétrer dans le terrain maternel, plongent dans l'albumine et y puisent des sucs nutritifs.

Ainsi, comme le dit Duval, le placenta des oiseaux nous offre une forme élémentaire qui a pu être l'origine du placenta des mammifères. Nous trouvons, de la sorte, de nouvelles affinités entre les vertébrés allantoïdiens munis d'un placenta et ceux qui, comme les oiseaux et les reptiles, ont été jusqu'à ce jour considérés comme implacentaires.

Rapports anatomiques de l'allantoïde avec l'embryon.

— Il nous reste encore à indiquer les rapports anatomiques de l'allantoïde avec l'embryon.

En surgissant en dehors de l'embryon, l'allantoïde était déjà pourvue d'un pédicule qui se rapproche de celui de la vésicule ombilicale.

En dehors de la cavité intestinale ils s'unifient par suite de la gaine que leur fournit l'amnios à la fin de son développement. La fusion de ces trois pédicules constituera plus tard le *cordon ombilical*. En dedans de la cavité intestinale le pédicule allantoïdien se prolonge ; son extrémité inférieure se dilate pour former la vessie et le reste de ce pédicule qui rattache la vessie à l'ombilic subsistera chez l'adulte sous le nom d'ouraques.

L'allantoïde ayant une fonction essentiellement nutritive, elle va la remplir par un système circulatoire spécial.

§ 2. — SYSTÈME CIRCULATOIRE DE L'ALLANTOÏDE.

Circulation de l'allantoïde. — Lorsque naît l'allantoïde, deux veines apparaissent bientôt sur ses parois : ce sont les veines allantoïdiennes droite et gauche. Après avoir abandonné le pédicule de la vésicule allantoïdienne pour pénétrer dans l'intérieur de la cavité intestinale inférieure, elles ne tardent pas à se réunir. Le tronc unique qui résulte se dirige verticalement en haut pour aller rejoindre la veine omphalo-mésentérique subsistante, c'est-à-dire la veine omphalo-mésentérique droite. Ce tronc et la portion de cette veine omphalo-mésentérique comprise entre le sinus veineux du cœur et le point de jonction de la veine au tronc, forment la veine ombilicale. La circulation allantoïdienne devenant de plus en plus importante et celle de la vésicule ombilicale de moins en moins active, la veine omphalo-mésentérique s'atrophie, mais la portion de cette veine qui continue le tronc allantoïdien ayant augmenté de volume, devient partie intégrante de la veine ombilicale dont elle a suivi le développement et dont elle constitue la portion terminale.

Les veines allantoïdiennes conduisent le sang de l'allantoïde au cœur de l'embryon.

Le retour du sang de l'embryon à l'allantoïde se fait par les artères.

Au sujet de la formation de ces artères, les embryologistes mettent deux théories en présence.

Les uns déclarent que les artères allantoïdiennes ou ombilicales prennent naissance sur les artères iliaques qui, on le sait, dérivent de la portion inférieure des

aortes primitives ou vertébrales. La portion des artères iliaques au-dessus du point de départ des artères allantoïdiennes ou ombilicales rattacherait directement celles-ci à l'aorte abdominale et les artères iliaques terminales ne seraient plus que des branches collatérales aux artères allantoïdiennes ou ombilicales.

Selon d'autres embryologistes, au contraire, les artères allantoïdiennes ombilicales seraient les branches collatérales de l'aorte; les artères iliaques seraient issues des artères allantoïdiennes et l'artère sacrée moyenne comprise entre les deux artères iliaques devrait être considérée comme la terminaison de l'aorte.

Quoi qu'il en soit, les artères ombilicales se ramifient en vaisseaux capillaires et communiquent par les mailles de ce filet avec les veines allantoïdiennes.

Les artères et les veines allantoïdiennes en s'unissant par leurs capillaires ferment le circuit vasculaire qui unit l'allantoïde à l'embryon.

CHAPITRE VII

ÉVOLUTION DU BLASTODERME CHEZ LES RONGEURS.

Nous avons assisté à toutes les phases d'évolution de l'amnios, de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde. Toutefois, le rôle de l'allantoïde n'est pas complètement terminé. Si cette annexe aboutit, chez le poulet, à l'organe placentaire, il donne naissance chez les mammifères, en se transformant, au *Placenta*.

C'est ce dernier annexe qui va remplir désormais une fonction capitale. Il faut, en effet, noter la gradation d'importance des annexes : c'est à la vésicule ombilicale qu'est dévolu, chez les poissons, le rôle principal ; chez les oiseaux, c'est à l'allantoïde, et c'est au placenta, chez les mammifères. Par suite, la vésicule ombilicale est presque insignifiante chez les mammifères et l'allantoïde passe au second plan, le premier étant réservé par le Placenta.

Mais avant de nous attacher spécialement à l'étude du placenta, nous allons jeter un rapide coup d'œil sur le développement des annexes des mammifères en portant spécialement notre attention sur celles des rongeurs.

Dans cette classe d'animaux nous allons voir un phénomène très intéressant et nouveau se produire : c'est l'*inversion* des feuilletts blastodermiques.

Cette inversion est tardive et ne se fait qu'à demi chez le lapin. Elle est complète chez le campagnol où

ses diverses phases peuvent être suivies régulièrement. Chez le rat et la souris elle est complète, mais beaucoup plus rapide. Chez le cobaye est elle tellement prompte qu'il est impossible de suivre le processus.

Ainsi que nous le montrerons un peu plus tard en détails, l'ovule du lapin en arrivant dans les cornes utérines, va adhérer aux masses cotylédonaire de la muqueuse utérine par son ectoderme qui s'épaissit à ce niveau. Cet accollement de l'ovule se fait en deux régions étalées en croissants et correspondant aux cotylédons. Le pôle animal est toujours circonscrit par eux et l'axe de l'embryon sera parallèle au sillon intercotylédonaire. Comme dans le blastoderme de l'oiseau, on remarquera une *aire transparente* et une *aire obscure*. La ligne primitive existe également, au-dessus d'elle apparaîtra aussi la *gouttière médullaire*. Au niveau du sillon intercotylédonaire l'ovule est libre d'adhérence et l'embryon pourra s'organiser, se recouvrir de replis ectodermo-amniotiques et, finalement, s'enfermer dans la cavité de l'amnios. Nous ne décrivons pas plus longuement ce processus puisqu'il est désormais identique à celui de l'oiseau.

Dans l'aire vitelline, les feuillets blastodermiques vont s'étendre autour du vitellus et lorsque le réseau vasculaire sera né dans la paroi ombilicale, nous retrouverons également un *sinus terminal* qui s'agrandira progressivement pour se conformer aux divers diamètres de la sphère vitelline et atteindra, en dernier lieu, la *ligne équatoriale* pour ne jamais la dépasser.

Mais déjà l'allantoïde a pris naissance à l'extrémité caudale de l'embryon sous l'aspect d'un bourgeon mésodermique. Si nous nous rappelons à quel âge de la vie embryonnaire du poulet apparaît l'allantoïde,

nous constatons que chez le lapin, son apparition est chronologiquement avancée.

Sa naissance, chez les rongeurs, en allant du campagnol au rat et à la souris, est de plus en plus prompte. C'est au point que chez le cobaye, l'allantoïde est formée avant que se dessine le moindre rudiment de l'embryon.

Dans sa surprenante activité évolutionnelle, l'allantoïde traversant directement le coelome externe, arrive en peu de temps au contact de l'ectoderme qui s'est accolé à la muqueuse utérine pour constituer l'*ectoplascenta*.

Après être entrée en connexion avec cet ectoplascenta par sa lame mésodermique, l'allantoïde se déploie tout autour de lui pour tapisser le *chorion* avec lequel elle se soude, tandis que sa surface inférieure vient recouvrir l'amnios et la paroi de la vésicule ombilicale sans contracter d'adhérence avec eux. Sous le poids de l'embryon qui se développe, la vésicule ombilicale, dont le liquide a été peu à peu résorbé, s'affaisse.

Son hémisphère supérieur se retourne pour s'invaginer dans sa cavité. La vésicule ombilicale sera ainsi transformée en un sac à double paroi qui représentera l'hémisphère inférieur de l'ovule du lapin. L'hémisphère supérieur de l'ovule est représenté par le chorion et l'ectoplascenta doublés de l'allantoïde et la cavité nouvelle qui s'est substituée à celle de la vésicule ombilicale appartient au coelome externe. Il convient d'ajouter que les bords de l'invagination de la paroi de la vésicule ombilicale correspondent au sinus terminal et, par conséquent à l'équateur de l'œuf. Au-dessous de ce sinus terminal, la paroi inféro-externe de la vésicule ombilicale se résorbe et disparaît, de telle sorte que

l'hémisphère inférieur de l'ovule n'est plus constituée que par la paroi supérieure de la vésicule ombilicale.

Rappelons maintenant la composition de cette paroi. Son feuillet supérieur intra-ovulaire est représenté par la lame intestinale du mésoderme ; son feuillet inférieur extra-ovulaire est représenté par l'entoderme.

Ainsi, dans son ensemble, l'œuf comprend deux hémisphères :

Le supérieur, formé par le chorion, présente à l'extérieur son revêtement ectodermique ;

L'inférieur, formé par la paroi supérieure de la vésicule ombilicale, présente à l'extérieur son revêtement entodermique.

Telle est la demi-inversion des feuillets chez les lapin.

Cette inversion, nous allons la trouver complète chez le campagnol.

A Mathias Duval, le premier, nous devons une interprétation juste de ces phénomènes. Nous ne saurions, dans un rapide exposé, résumer plus succinctement qu'il ne l'a fait lui-même, l'évolution blastodermique qui, chez le campagnol, aboutit à l'inversion totale des feuillets.

« Après l'achèvement, dit-il, de la segmentation ar-
« rivée à l'état de vésicule blastodermique, l'œuf se
« compose d'une paroi ectodermique complète doublée,
« sur une faible étendue de sa surface intérieure, par un
« amas ou une simple couche de cellules entoder-
« miques.

« Bientôt l'ectoderme s'épaissit dans la partie qui cor-
« respond à cette couche entodermique et cet épais-
« sement est l'homologue des lames ectoplacentaires du
« lapin (épaississement ectoplacentaire).

« Quand un épaississement a acquis une certaine
« puissance, la masse de cet épaississement se divise
« en deux lames entre lesquelles est délimitée une
« cavité horizontale qui, étant creusée en plein ecto-
« derme, doit recevoir, pour ne rien préjuger, le nom
« de *cavité ectodermique*.

« Le toit de cette cavité ne subira d'abord que des
« modifications peu importantes jusqu'à un moment
« où, par suite de nouveaux rapports, il deviendra la
« lame *ectoplacentaire externe*. Le plancher, au con-
« traire, présente aussitôt un accroissement par le fait
« duquel il s'incline vers le bas, vers le centre de l'œuf.
« La cavité ectodermique se trouve très agrandie, elle
« s'allonge elle-même et descend, refoulant de plus en
« plus l'entoderme qui revêt son plancher.

« A ce stade, l'entoderme s'est étendu sur la surface
« interne de la vésicule blastodermique de façon à le
« tapisser presque en entier. »

Il arrive un moment où, par suite de ce processus, l'ovule a, en quelque sorte une double paroi ectodermique entièrement tapissée par l'entoderme.

Dans la sphère ovulaire excentrique (vésicule ombilicale) l'ectoderme et l'entoderme porte le nom de *distal*. Dans la sphère ovulaire concentrique l'ectoderme et l'entoderme portent celui de *proximal*.

« Il n'est pas nécessaire, continue Duval, de faire
« ressortir combien ces dispositions rappellent celle de
« la vésicule ombilicale du lapin.

« Quand la cavité ectodermique a acquis la forme
« d'un cylindre allongé, elle présente, vers la jonction
« de son tiers inférieur avec ses deux tiers supérieurs,
« un étranglement circulaire qui, s'accroissant de plus
« en plus, finira par diviser cette cavité en deux parties,
« l'une supérieure, l'autre inférieure.

« Au niveau de l'étranglement, entre l'ectoderme de
« la cavité ectodermique et l'entoderme proximal, de
« nouveaux éléments viennent d'apparaître : c'est le
« premier rudiment du mésoderme (chez les rongeurs
« l'apparition du mésoderme est plus tardive, et n'ar-
« rive qu'après que la cavité ectodermique s'est étran-
« glée, par un processus dont son ectoderme, ecto-
« derme proximal, est le seul siège actif). »

Cet étranglement se prononce de plus en plus ; sur la coupe apparaissent deux bourgeons qui semblent marcher à la rencontre l'un de l'autre. Ces bourgeons créent dans leur intérieur une cavité rudimentaire de la *fente pleuro-péritonéale*, et qui est tapissée par le mésoderme. Ainsi l'entoderme proximal cesse de doubler au niveau de l'étranglement, l'ectoderme proximal, et lorsque l'étranglement aura subdivisé la cavité ectodermique en deux cavités secondaires, l'une supérieure, l'autre inférieure, l'ensemble de l'entoderme proximal continuera à dessiner, comme auparavant, un cylindre rattachant l'un à l'autre les deux cavités secondaires qui viennent de se créer dans l'ectoderme.

« En même temps, dit encore Duval, le mésoderme
« s'est étendu vers le bas où il s'insinue entre l'ento-
« derme proximal et l'ectoderme correspondant tandis
« qu'au niveau même de l'étranglement, il est déjà
« creusé en une cavité pleuro-péritonéale (futur coelome
« externe).

Autrement dit, après la division par l'étranglement ectodermique de la cavité ectoplacentaire cylindrique primitive en deux cavités secondaires, le mésoderme, s'étant insinué entre l'ectoderme et l'entoderme proximal, entoure complètement la cavité inférieure et se dédouble dans l'épaisseur de l'étranglement ectoder-

mique. Quant à la cavité supérieure, à laquelle nous conservons le nom de cavité ectoplacentaire, le mésoderme ne remonte pas assez haut pour entourer ses paroi latérales. Néanmoins la paroi inférieure de cette cavité, se confondant avec la paroi supérieure de l'étranglement ectodermique, est tapissée de mésoderme. Ajoutons que l'ectoderme qui circonscrit cette cavité, prend part, plus tard, à la formation du placenta, et la lame ectoplacentaire supérieure, qui forme le toit de la cavité, s'épaissit et s'élève en une surface conique irrégulière nommée *cône ectoplacentaire*.

En revenant à la cavité inférieure, on voit que celle-ci n'est autre que la cavité amniotique. Son plancher, en effet, s'incurve pour figurer la gouttière médullaire, tandis que son toit forme un mince voile, l'amnios. étendu sur la région dorsale de l'embryon.

« Entre la cavité amniotique et la cavité ectoplacentaire, le coelome a pu s'étendre largement, de sorte que le mésoderme, sous forme d'une lame à un seul rang de cellules, tapisse en haut la lame ectoplacentaire inférieure, en bas la couche ectodermique du voile amniotique, sur les côtés la partie d'ectoderme proximal qui relie la région du sac ectoplacentaire à celle du sac amniotique ».

Le mésoderme qui a recouvert en haut la surface interne du plancher de la cavité ectoplacentaire supérieure, ne pénètre jamais plus loin autour de la masse ectodermique qui formera plus tard l'ectoplacenta.

Au contraire il descend entre l'ectoderme proximal et l'ectoderme du sac amniotique. Plus bas encore il constitue la lame mésodermique propre au corps de l'embryon et qui se clivera plus tard pour former la fente pleuro-péritonéale proprement dite.

Quant aux lames de l'ectoderme et de l'entoderme distales, elles ont marché, au contraire, vers une atrophie graduelle.

A ce moment l'inversion des feuillets est achevée, et l'embryon continue à s'organiser. Mais sa face ventrale regarde l'extérieur de l'œuf et son canal omphalo-mésentérique vient s'ouvrir à l'extérieur.

L'allantoïde cependant a déjà apparu. Elle s'est élancée à travers le coelome externe pour atteindre l'ectoplacenta et lui porter ses vaisseaux.

Tel est, chez le campagnol, le développement blastodermique qui se termine par une inversion complète des feuillets.

Chez le cobaye, où l'inversion des feuillets se fait avec une extrême rapidité, l'évolution blastodermique est marquée par le retard du clivage ectodermique dans l'épaisseur de l'ectoplacenta, par l'anticipation des phénomènes qui aboutissent à l'atrophie et à la disparition des feuillets ectodermique et entodermique distants, par l'aspect imprévu d'une cavité correspondant au coelome externe et dépourvue, au début, d'une couche mésodermique, et enfin par l'apparition si prompte de l'allantoïde sous la forme d'un bourgeon plein qui précède la production de tout rudiment embryonnaire. Quant à la vésicule ombilicale, la résorption si prompte des feuillets distants s'oppose à ce qu'on puisse apercevoir son existence.

CHAPITRE VIII

PLACENTA CHEZ LES RONGEURS

ECTOPLACENTA. — LACUNES SANGUI-MATERNELLES. — COMPLEXUS TUBULPIRES. — COMPLEXUS CANALICULAIRES.

Les progrès qui se sont accomplis depuis quelques années dans l'embryologie sont dus à la méthode du professeur Mathias Duval, méthode qui consiste à étudier heure par heure, jour par jour, le développement de l'ovule d'un animal au moyen de coupes en séries.

Cette méthode, malheureusement, est inapplicable à l'étude de l'embryon humain.

Les observations détachées des embryologistes prises sur de nombreux ovules d'animaux variés avaient été présentées dans un même tableau d'ensemble. Il était difficile, par suite, de formuler des conclusions rigoureuses sur l'ovule humain.

Nous avons vu procéder d'une autre manière. Chaque annexe, dans notre thèse, est l'objet d'un chapitre spécial et nous avons choisi, pour le décrire, l'animal chez lequel il acquiert le développement le plus complet. Et ainsi de par l'évolution si bien ordonnée de la nature, le raisonnement analogique nous conduira à des inductions qui éclaireront, nous semble-t-il, d'une plus vive lumière, les points encore obscurs de l'embryologie humaine.

Dans la formation du placenta humain par exemple ce n'est que depuis peu de temps que l'on a entrevu le rôle de l'ectoplacenta au point de vue de sa struc-

ture, on avait pris des vaisseaux pour des glandes et, au point de vue de son rôle physiologique, on avait pensé qu'il sécrétait un lait utérin.

Les travaux de Mathias Duval sur le placenta des rongeurs démontrent que ce sont là des erreurs. Les travaux prochains de l'éminent professeur achèveront d'ailleurs d'enlever tous les doutes sur la formation, la structure, et la physiologie du placenta humain.

Nous ne pouvions donc mieux faire que de présenter un résumé clair et succinct des études que Duval a consacrées au placenta des rongeurs.

Chez les rongeurs, ainsi que d'ailleurs chez tous les mammifères, on observe, dans le développement du placenta, le processus suivant :

1° Au contact de l'ovule la muqueuse utérine s'excite et bourgeonne, et l'ovule est emprisonné entre des bourgeonnements ;

2° Une fois emprisonné, l'ovule contracte des adhérences avec la muqueuse utérine aux dépens du feuillet ectodermique du blastoderme (ecto-placenta).

3° L'allantoïde arrive au contact de l'ecto-placenta et le pénètre avec ses vaisseaux (période de remaniement de l'ectoplacenta).

1° Modification de la muqueuse utérine au contact de l'ovule. — La muqueuse utérine, à l'état normal, est tapissée d'un épithélium formé d'une seule couche de cellules cylindriques dépourvues, chez les rongeurs, de cils vibratils. Le chorion sous-jacent de la muqueuse est constitué par du tissu conjonctif pauvre en fibrilles, riche, au contraire, en cellules étoilées ; des vaisseaux capillaires le traversent, reconnaissables, à la coupe, par la couche imbriquée des cellules endothéliales qui composent sa paroi.

Dès que l'ovule entre en contact avec la muqueuse utérine, celle-ci se modifie, s'hypertrophie. Les cellules de l'épithélium se troublent, leur noyau pâlit au centre, et peu à peu ces cellules deviennent méconnaissables, l'épithélium n'est bientôt plus qu'une couche amorphe où l'on ne distingue plus d'éléments cellulaires.

L'hypertrophie du chorion aboutit ainsi à la formation de volumineuses masses cotylédonaires. Ses capillaires, dans l'épaisseur des cotylédons, s'entourent d'une tunique cellulaire adventice, et, comme Mathias Duval l'a démontré précisément d'une façon irréfutable les cellules de cette tunique sont issues par prolifération K... des cellules étoilées du chorion. Elles prennent, en effet, un aspect vésiculeux au voisinage des vaisseaux capillaires, puis elles se groupent autour d'eux avec ordre.

La transformation des cellules étoilées en cellules vésiculeuses a lieu par gradations insensibles, de telle sorte qu'au début, la tunique adventice des capillaires utérins ne se délimite pas franchement du chorion. Plus tard, au contraire, sa séparation du chorion est parfaitement nette.

La paroi endothéliale des vaisseaux capillaires se trouve donc doublée d'une tunique adventice, et comme la genèse de cette tunique a été bien mise en évidence par Duval, il est impossible désormais de confondre ces vaisseaux capillaires, malgré leur aspect singulier, avec des glandes.

Si nous examinons maintenant une coupe perpendiculaire au grand axe d'une des cornes cylindriques utérines, renfermant, chez une lapine, un ovule en voie développement et complètement emprisonné, nous remarquons tout d'abord que la muqueuse utérine est

restée normale dans l'hémisphère inférieur qu'elle décrit autour de l'ovule, tandis que dans l'hémisphère supérieur se voient deux volumineux cotylédons, séparés par un profond sillon intercotylédonaire correspondant exactement au ligament mésométral de la corne utérine. Les villosités de la muqueuse utérine ne sont hypertrophiées qu'au niveau des masses cotylédonaires. L'ovule, dans sa pression utérine, est orienté de telle manière, que le grand axe du futur embryon sera parallèle au sillon intercotylédonaire.

En résumé, dit le professeur Duval, au septième jour de la gestation, la muqueuse utérine offre déjà des modifications par lesquelles se dessine le placenta maternel. Ce sont, comme aspect macroscopique, la formation de deux saillies dites *lobes cotylédonaires*, séparées par un long et profond sillon intercotylédonaire. Ce sont, d'autre part, au point de vue histologique, au niveau de ces lobes, la transformation de l'épithélium utérin en une couche homogène et le développement des capillaires de la muqueuse en des sortes de sinus à parois renforcées par plusieurs assises de cellules globuleuses.

2° *Formation de l'ectoplacenta.* — L'ovule, nous le savons, est orienté dans l'utérus des lapines de telle sorte qu'il est parallèle au grand axe du sillon intercotylédonaire. Les deux lobes cotylédonaires, ébauche du placenta maternel, se rapprochent de l'ovule ; le blastoderme, après s'être étendu autour de l'ovule pour former la paroi de la vésicule ombilicale, s'épaissit au voisinage de la gouttière médullaire ; ses assises cellulaires se multiplient, pénètrent au niveau des cotylédons, dans les villosités qui hérissent la muqueuse utérine dont

elles font disparaître la couche épithéliale dégénérée : l'adhérence est alors intime entre le blastoderme et le placenta maternel.

En effet, si à ce moment, on enlève l'ovule, il faut le décoller de force au niveau des cotylédons et, si on examine le blastoderme, on remarque de chaque côté de l'embryon un croissant déchiqueté où l'ectoderme est absent, tandis que, tout autour, sur les parties ectodermiques restées intactes, la surface apparaît mamelonnée de saillies ectodermiques qui correspondent à des culs-de-sac de la muqueuse utérine. L'adhérence était donc complète entre les cotylédons et le blastoderme.

Mais les saillies ectodermiques continuent à pénétrer plus profondément dans le chorion cotylédonaire. Elles atteignent bientôt les capillaires maternels les plus proches, non encore entourés de leur tunique adventice, les cernent de toutes parts et détruisent leurs parois endothéliales, sans envahir toutefois leurs cavités. Aussi dans l'épaisseur des cellules ectodermiques se voient, à la coupe, des lacunes découpées à l'emporte-pièces, dans l'intérieur desquelles, sur les préparations colorées par l'éosine, on peut reconnaître des globules sanguins. Ces lacunes, ainsi que l'établissent les recherches de Mathias Duval, appartiennent aux vaisseaux maternels, ce sont les lacunes sangui-maternelles.

Telle est la formation du placenta ectodermique ou ectoplacenta.

A l'examen microscopique, cet ectoplacenta semble divisé en deux couches.

La plus externe en contact avec le chorion dénudé utérin est désignée sous le nom de couche plasmodiale de l'ectoplacenta. Ses cellules superficielles se fusionnent en une couche protoplasmique pourvue de nombreux noyaux.

La couche interne ou profonde est désignée sous le nom de couche cellulaire de l'ectoplacenta. Ses cellules polyédriques sont bien limitées et se multiplient par kariokynèse.

Nous sommes ainsi arrivés, dit Duval, à un point culminant de l'évolution de l'ectoplacenta. Nous venons en effet de voir ce que nous avons appelé sa période de formation.

Son évolution ultérieure va, par suite de l'arrivée des vaisseaux fœtaux allantoïdiens, consister en un remaniement particulier qui, en même temps qu'il augmentera ses dimensions, modifiera complètement son aspect (période de remaniement).

Le placenta maternel a subi de nouvelles modifications pendant le cours de la période de formation de l'ectoplacenta.

Le territoire le plus externe du placenta maternel, après avoir perdu son revêtement épithélial dégénéré, a été détruit par l'envahissement de l'ectoplacenta. Les veines capillaires maternelles qui le parcouraient avant la formation de l'ectoplacenta sont remplacées maintenant par les lacunes sangui-maternelles.

Le territoire situé immédiatement au-dessus est désigné sous le nom de région intermédiaire de Duval. Le chorion qu'il renferme a changé d'aspect. Ses cellules étoilées ont proliféré et se sont transformées en cellules vésiculeuses à contours arrondis, à noyaux multiples.

Ses vaisseaux capillaires sont également modifiés, leur paroi endothéliale remplacée par une couche de cellules semblables à celles qui appartiennent à la région plasmodiale de l'ectoplacenta.

Au-dessus encore on découvre dans l'épaisseur du pla-

centa maternel un troisième territoire où les capillaires du chorion considérablement développés sont entourés d'une tunique adventice épaisse composée de cellules globuleuses ; ce sont les sinus utérins et la genèse a été précédemment expliquée. Le chorion a presque disparu en totalité et les capillaires maternels semblent se toucher par leur paroi adventice.

Enfin le territoire le plus interne du placenta maternel, celui qui confine immédiatement à la musculature, n'a pas suivi les précédents dans leur évolution placentaire. Il renfermait d'abord un abondant tissu cellulaire lâche qui a disparu en partie par suite de l'empiètement des sinus utérins. Ses capillaires, après s'être dilatés ont repris leur calibre normal, et ses cellules étoilées ont donné naissance à une couche abondante de cellules qui paraissent identiques à celles des parois des sinus utérins voisins. Ce sont des cellules vésiculeuses vaso adventice, et la couche qui les renferme a reçu de Duval le nom de *couche vésiculeuse permanente ou protectrice*.

Ainsi donc au niveau du territoire le plus externe du placenta maternel envahi par l'ectoplacenta, la couche plasmodiale endo-vasculaire, après avoir enveloppé les vaisseaux maternels, a détruit leur paroi endothéliale. Puis cette même couche s'infiltré en quelque sorte jusque dans le territoire sus-jacent, dans la région intermédiaire de Duval, à travers la cavité des capillaires maternels, des sinus utérins autrement dit, et se substituent aux cellules endothéliales qui leur formaient une paroi. Dès maintenant la prise de possession des vaisseaux maternels par l'ectoplacenta est accomplie.

Mais déjà l'allantoïde est arrivée au contact de l'ectoplacenta, les vaisseaux fœtaux vont pénétrer avec elle

dans l'épaisseur de l'ectoplacenta ; la période de remaniement de l'ectoplacenta commence.

Période de remaniement de l'ectoplacenta. — Le travail de remaniement de l'ectoplacenta, dit le professeur Duval, commence vers le dixième jour chez la lapine et nous fait assister à la formation d'un organe correspondant bien à la signification physiologique du mot placenta, c'est-à-dire d'un organe où des ramifications vasculaires fœtales sont en contact plus ou moins direct avec le sang maternel.

Cette période de remaniement de l'ectoplacenta subit trois phases :

1° La première aboutit à la subdivision de l'ectoplacenta en lobes et à l'état colonnaire de ces lobes.

2° Dans la deuxième les lobes colonnaires passent à l'état de complexus tubulaires.

3° Dans la troisième les tubes se divisent en canalicules qui, par leur réunion, constituent les complexus canaliculaires.

A. Subdivision de l'ectoplacenta en lobes et transformation colonnaire de ces lobes. — L'ectoplacenta, au moment où l'allantoïde vient adhérer à sa surface inférieure fœtale, est une épaisse incrustation ectodermique qui plonge dans le placenta maternel et est percée de place en place de lacunes sangui-maternelles régulièrement étagées en séries.

Entre elles pénètrent les lames mésodermiques de de l'allantoïde accompagnées par les vaisseaux fœtaux.

Ainsi l'ectoplacenta est divisé par des sortes de cloisonnements allatoïdiens revêtus de couches cellulaires plasmodiales multiples qui sont évidées au centre par les

lacunes sangui-maternelles considérablement accrues. Il en résulte des lobes ectoplacentaires isolés les uns des autres, et leur parallélisme donne sur les coupes verticales un aspect colonnaire à l'ectoplacenta.

A un processus plus avancé les lacunes sangui-maternelles forment théoriquement dans l'intérieur de chaque cloisonnement une cavité vaste et unique, puis le toit ectodermique supérieur qui les recouvrait se sépare du reste de l'ectoplacenta dessinant une série d'arcades au-dessus des colonnes ectoplacentaires.

B. Passage des lobes colonnaires à l'état de complexus tubulaires. — Que deviennent ces cloisonnements et les cavités qu'ils circonscrivent ?

Dans l'épaisseur des cloisons, les lames mésodermiques de l'allantoïde se développent, le membre de leurs capillaires augmente, mais les couches ectodermiques plasmodiales qui les recouvrent diminuent.

En même temps apparaissent dans l'intérieur des cavités issues des lacunes sangui-maternelles de fines lames mésodermiques accompagnées par leurs vaisseaux capillaires et revêtues d'une seule couche cellulaire plasmodiale.

La pénétration dans les lacunes sangui-maternelles de ces divers éléments, lamelles allantoïdiennes, capillaires allantoïdes, cellules ectoplacentaires devient le point de départ de deux sortes de tubes. Les uns, uniquement formés par les cellules ectoplacentaires de la couche plasmodiale, divisent la cavité d'une vaste lacune sangui-maternelle, en une série de tubes irréguliers, mais parallèlement disposés.

Les autres arrivent formés de toutes pièces et vont se placer dans les interstices des tubes précédents, et ne

sont autres que les capillaires fœtaux encore entourés de lambeaux allantoïdiens.

Chaque cavité issue des lacunes sangui-maternelle est alors composée de deux réseaux vasculaires. L'un renfermant le sang fœtal est formé par des capillaires fœtaux. L'autre composé de divisions lacunaires en forme de tubes qui ne sont qu'une division de lacunes sangui-maternelles en compartiments plus petits. A chaque extrémité de la cavité existe un espace sans division, vastes lacs sanguins maternels.

Tel est le remaniement de l'ectoplacenta dans sa première période, il aboutit à transformer les lacunes sangui-maternelles, en une quantité innombrable de tubes ou canalicules sangui-maternels placés côte à côte avec d'innombrables capillaires fœtaux. Dans chaque cavité primitive, le double réseau a formé un complexus tubulaire.

C. Division des tubes en canalicules et formation du complexus canaliculaire. — A ce premier ramaniement de l'ectoplacenta en succède un second. Si l'on considère en effet l'un des tubes du complexus tubulaire appartenant au réseau traversé par le sang maternel, on pourra suivre dans sa cavité réduite les mêmes transformations que nous avons précédemment décrites. Le même travail cellulaire divisera chaque tube en une série de canalicules très ténus, entre lesquels viendront s'interposer des capillaires fœtaux cette fois complètement dépourvus de toute membrane allantoïdienne.

Les complexus canaliculaires sont formés comme les complexus tubulaires par un double réseau, l'un traversé par le sang maternel, l'autre par le sang fœtal, mais les capillaires fœtaux sont, cette fois, directement

en contact avec les autres canalicules sans interposition de lamelles mésodermiques. Le sang foetal et le sang maternel se trouvant ainsi rapprochés, les échanges nutritifs entre chacun d'eux deviennent possible.

CHAPITRE IX

DÉVELOPPEMENT DES ANNEXES EMBRYONNAIRES DANS L'ESPÈCE HUMAINE.

Si dans leurs travaux nombreux les embryologistes (Kœlliker, Coste, Balfour, Hertwig, Van Beneden, Mathias Duval, etc., etc.) ont étudié et décrit une quantité innombrable d'ovules appartenant aux animaux les plus variés, ils ont eu évidemment pour but d'arriver par des considérations morphologiques à éclaircir les points obscurs de l'embryologie humaine. Nous nous sommes attaché à résumer surtout les travaux de l'éminent embryologiste français qui a presque entièrement aujourd'hui soulevé le voile mystérieux qui dérobaient à notre vue bien des faits ignorés chez les mammifères et dont on peut tirer des inductions heureuses au sujet du développement des annexes embryonnaires chez l'homme.

Caduque. — L'ovule humain fécondé arrive au contact de la muqueuse utérine. Celle-ci s'hypertrophie, bourgeonne, et ses bourgeons, en s'unissant autour de l'ovule l'emprisonnent complètement. La muqueuse utérine tombera entièrement à la naissance, c'est pourquoi on l'appelle la caduque. Les bourgeons qui ont reçu l'ovule humain dans leur cavité correspondent aux masses cotylédonnaires observées chez la lapine, ils sont désignés ici sous le nom de caduque ou placentaire.

L'hémisphère tourné du côté de la cavité utérine et formé par l'union des bourgeons autour de l'ovule constitue la caduque réfléchie.

Ainsi emprisonné l'ovule humain, d'après la plupart des observateurs, est déjà complètement hérissé de villosités. Mais ces villosités sans doute sont développées tout d'abord sur la membrane vitelline (1^{er} chorion), et si elles accomplissent un rôle nutritif, elles ne semblent pas avoir pour but d'amener une union intime, une adhérence appréciable entre l'ovule et la sérotine, car elles ne créent aucune résistance et ne sont nullement conservées pendant l'énucléation de l'ovule.

L'ovule humain cependant finit par adhérer à la muqueuse utérine, et les observations récentes de Van Beneden confirmant chez l'homme les observations de Duval chez les rongeurs peuvent permettre d'expliquer par quel mécanisme a lieu cette adhérence. Cet auteur affirme, en effet, que dans l'espèce humaine comme chez les rongeurs un placenta ectodermique ou ectoplacenta, se développe. Ainsi le blastoderme lui-même viendrait s'unir par son feuillet ectodermique à la caduque sérotine et la pénétrer. Bientôt sans doute il sera démontré que l'évolution ectoplacentaire décrite chez le rongeurs par Mathias Duval préside chez tous les mammifères à la formation du placenta.

Le blastoderme une fois développé et composé de ses trois feuillets se divise en deux régions distinctes : l'une embryonnaire sera occupée par l'embryon tandis que l'autre extra-embryonnaire s'étendant régulièrement à la périphérie du vitellus constituer la paroi de la vésicule ombilicale.

Mais en même temps que le blastoderme s'étend autour du vitellus ovulaire pour former les parois de la

vésicule ombilicale, le feuillet mésodermique s'est élevé dans l'intérieur du blastoderme. Ce clivage a pris naissance dans l'intérieur de l'embryon en dehors des protovertèbres et il a divisé le mésoderme en deux lames dont l'une (lame fibro-cutanée) va doubler l'ectoderme, tandis que l'autre (lame fibro-intestinale) va doubler l'entoderme. Il se poursuit aussi loin que possible dans toute l'épaisseur du mésoderme, intra et extra-embryonnaire, il dédouble le blastoderme extra-embryonnaire, étalé autour de la portion vitelline de l'ovule et ne laisse comme paroi de la vésicule ombilicale, que l'entoderme accompagné de la lame mésodermique fibro-intestinale.

L'espace né ainsi entre l'entoderme double par la lame mésodermique, fibro-intestinale et l'ectoderme doublé par la lame mésodermique fibro-cutanée, devient la fente pleuro-péritonéale. Dans l'embryon on la désigne sous le nom de coelome interne, en dehors sous le nom de coelome externe.

Sur la coupe, cette fente pleuro-péritonéale se trouve interrompue au début en arrière de l'embryon, mais cette interruption disparaît plus tard après le développement de l'amnios. Elle décrit alors un circuit en dedans duquel on trouve l'amnios enveloppant l'embryon et la vésicule ombilicale.

La paroi interne de la fente pleuro-péritonéale est donc formée par l'entoderme et le feuillet fibro-intestinale, et sa paroi externe par l'ectoderme et son feuillet fibro-cutané.

Chorion. — L'interne, dans sa portion embryonnaire, devient la paroi de la cavité intestinale primitive, et dans sa portion extra-embryonnaire la paroi de la vésicule ombilicale. L'externe vient s'appliquer sur la caduque foetale pour y constituer le chorion.

(Si, comme l'affirme Van Beneden, le développement du blastoderme donne lieu à un ectoplacenta, celui-ci n'est, il est aisé de le comprendre, qu'un épaissement au niveau de la caduque sérotine du feuillet ectodermique qui entre plus tard dans la formation du chorion.)

Le chorion est une membrane qui, de même que la caduque, forme un sac fermé de toutes parts dans l'intérieur duquel est enfermé l'ovule.

L'extension de l'enveloppe choriale suit le développement de l'œuf et le chorion se retrouvera au terme de la grossesse parmi les membranes de l'œuf.

Son feuillet ectodermique tend à prendre un aspect plasmodial, tandis que la couche sous jacente, couche cellulaire de Langham, est constituée par des éléments de grande taille parfaitement délimités.

La plupart des auteurs lui décrivent, en outre, des villosités externes dont la nature histologique et l'importance embryogénique ne semblent pas bien connues.

Amnios. — A droite et à gauche de l'embryon la paroi externe de la fente pleuro-péritonéale est soulevée par un repli proéminent qui s'incurve au-devant de la face dorsale de l'embryon et qui se dessine sur les coupes sous l'aspect d'un bourgeon formé par l'ectoderme et son feuillet fibro-cutané mésodermique. Les deux replis droite et gauche marchent à la rencontre l'un de l'autre et finissent par se rencontrer sur la ligne médiane. La cloison médiane disparaît, il en résulte une cavité sous-jacente qui enferme l'embryon, et qui une fois close se laissera peu à peu distendre par du liquide. La paroi de cette cavité (l'amnios autrement dit), à l'examen microscopique, apparaît formée de

deux couches: l'externe est composée de cellules mésodermiques, l'interne de cellules ectodermiques. En poursuivant sur une coupe la paroi externe de la fente pleuro-péritonéal, le long de ses replis d'où provient l'amnios, on arrive, après avoir quitté cette membrane et parcouru les extrémités digitales des replis, sur le chorion où l'ordre des couches est renversé. L'externe est formée de cellules ectodermiques, l'interne de cellules mésodermiques. Les extrémités digitales qui cloisonnent ces replis sur la ligne médiane disparaissent enfin, et alors une seule fente pleuro-péritonéale entoure l'embryon et la vésicule ombilicale ainsi que nous l'avions déjà annoncé.

La cavité amniotique refoule le chorion, acquiert un développement énorme et ne tarde pas à se confondre avec la cavité utérine. L'amnios, par conséquent, dans son extension progressive viendra enfin s'appliquer contre le chorion et ainsi les trois membranes de l'œuf seront constituées : caduque, chorion et amnios.

Vésicule ombilicale. — Pendant l'accroissement de l'amnios, les parois de la vésicule ombilicale qui proviennent de l'extension du blastoderme extra-embryonnaire autour du vitellus ovulaire finissent par se rejoindre en un sac complet ouvert seulement du côté de la cavité intestinale avec laquelle elle communique au niveau de l'ombilic primitif par son pédicule (conduit omphalo-mésentérique). Cette cavité intestinale s'est également fermée par rapprochement de ses bords, autrement dit l'entoderme embryonnaire doublé de la lame fibro-intestinale mésodermique rapproche ses bords droit et gauche pour achever la cavité cylindrique intestinale déjà ébauchée au niveau de l'intestin supé-

rieur et de l'intestin inférieur ou postérieur. Il ne reste enfin qu'une ouverture circulaire qui siège à la portion moyenne. Cet ombilic primitif met en communication la cavité intestinale embryonnaire avec la cavité vitelline de la vésicule ombilicale. Peu à peu la vésicule ombilicale s'allonge et sa régression se complète. A ce moment l'amnios et l'allantoïde ayant acquis leur entier développement, les restes de la vésicule ombilicale et de son pédicule se trouvent refoulés entre leurs parois et se sont ainsi accolés au pédicule de l'allantoïde, c'est-à-dire au cordon ombilical définitif.

Allantoïde. — L'allantoïde apparaît très vite chez les animaux où la vésicule ombilicale a une durée éphémère ainsi que l'a reconnu Plashmann, le développement et l'importance de la première est en raison inverse de la seconde. Chez les rongeurs, l'allantoïde est déjà proéminente sous forme d'un bourgeon mésodermique, avant même que les premiers signes qui révèlent la naissance de l'embryon, puissent être reconnus à l'examen de la région embryonnaire du blastoderme.

Chez l'homme, il est difficile jusqu'ici de préciser l'époque embryogénique de la naissance de l'allantoïde. Néanmoins, quand l'allantoïde apparaît, la cavité amniotique qui acquiert dans l'espèce humaine le plus grand développement possible occupe déjà toute la cavité utérine, et l'amnios recouvre entièrement le pédicule de la vésicule ombilicale. Le bourgeon allantoïdien au fur et à mesure envahit le coelome externe, mais il n'existe plus qu'une seule voie pour y pénétrer ; le canal amniotique. L'allantoïde et son pédicule franchissent donc cet étroit canal déjà traversé par le pédicule de la vésicule ombilicale. Le cordon ombilical qui relie

dès maintenant l'embryon à l'allantoïde, se trouve ainsi composé d'éléments divers, il est tapissé extérieurement par l'amnios et outre les vaisseaux allantoïdiens, il renferme les restes du pédoncule de la vésicule ombilicale. Ces divers éléments sont maintenus agglutinés ensemble par un tissu conjonctif particulier ordinairement appelé gélatine Warthon.

L'allantoïde s'étend avec rapidité dans le coelome externe et se hâte d'entrer en communication avec le chorion qu'elle tapisse. Elle en apporte des vaisseaux fœtaux qui pénètrent les villosités choriales, surtout abondantes au niveau de la caduque sérotine.

Nous avons laissé penser dès le début que les villosités choriales si abondantes au niveau de la caduque sérotine, constituaient dans l'œuf humain une sorte d'ectoplacenta.

Placenta. — Il est probable, en effet, que l'évolution embryologique soumet l'ovule des divers animaux, aux mêmes lois générales et qu'elles doivent se reconnaître dans les processus plus ou moins complexes par lesquels il s'organise. D'ailleurs, la considération des descriptions et des coupes du placenta semblent nous permettre quelques rapprochements entre le placenta humain et le placenta des rongeurs sur lesquels Mathias Duval a jeté la lumière la plus complète.

Les lacunes glandulaires observées dans le tissu maternel nous paraissent également correspondre aux lacunes sanguines maternelles de Duval. Ne sont-elles pas entourées d'un tissu plasmodial ? Leurs divisions et la pénétration des vaisseaux allantoïdiens à leur niveau semblent également créer un double réseau, traversé l'un par le sang maternel, l'autre par le sang fœtal.

Les villosités choriales ou ectoplacentaires usant le tissu maternel au niveau de la caduque sérotine pourraient également expliquer le fait mis, au fur et à mesure de leur envahissement, en lumière par le professeur Pinard, de l'amincissement des parois utérines à niveau des adhérences placentaires.

D'ailleurs les comparaisons morphologiques suivantes ont déjà été faites par plusieurs embryologistes entre le placenta du lapin, par exemple, et celui de l'homme.

Chez le lapin comme chez l'homme, l'épithélium utérin tombe, les villosités dénudées de la caduque sérotine sont envahis par des villosités ectodermiques choriales qui pénètrent jusqu'au fond de leur cul de sac glandulaire. Chez le lapin toutefois, les villosités ectoplacentaires sont plus petites, chez l'homme elles sont plus développées, plus nombreuses. Mais dans un sens comme dans l'autre elles sont recouvertes par de vastes assises de cellules ectodermiques divisées en deux couches dont la plus superficielle rappelle chez l'homme la couche plasmodiale décrite dans l'ectopla-du lapin. La caduque chez l'homme comme chez le lapin présente les mêmes lacunes sangui maternelles issues de capillaires maternels et dont les plus superficiels ont perdu dans les deux cas leur paroi endothéliale après avoir été envahis par l'élément ectodermique plasmodial.

Cependant d'après les auteurs il existerait quelques divergences dans le détail organique des deux placentas. Ainsi chez le lapin il est indiscutable que l'élément plasmodial de l'ectoplacenta marche à la rencontre des capillaires maternels dilatés et substitue à leur paroi endothéliale une nouvelle paroi où l'on

reconnaît les caractères de cet élément plasmodial. Chez l'homme certains embryologistes prétendent que les villosités choriales se laissent entourer par les vaisseaux maternels énormément dilatés, mais il paraît de plus en plus certain que l'endothélium des vaisseaux maternels est peu à peu remplacé par un endothélium plasmodial. Chez l'un comme chez l'autre le développement placentaire aboutit encore à la formation d'un double réseau : l'un, traversé par le sang maternel à des parois constituées par des cellules plasmodiales, l'autre, traversé par le sang fœtal est constitué par le prolongement des capillaires allantoïdiens.

Vu : *le Doyen,*
BROUARDEL.

Vu : *le Président de la thèse,*
FARABEUF.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

